АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XL
ВЫП. 3

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ★ 1961

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGICHESKY ZHURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

1961

ТОМ XL Март ВЫПУСК 3

СОДЕРЖАНИЕ

Краткие сообщения

Продолжение на 3 стр. обл.

Адрес редакции: Москва, Кузнецкий мост, д. 9/10, тел. В-1-55-58

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 3

ГИДРОФАУНА ЗАТОПЛЕННОЙ ДРЕВЕСИНЫ СЫЛВЕНСКОГО ЗАЛИВА КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В. В. ГРОМОВ

Пермский государственный университет

Камское (Пермское) водохранилище было образовано постройкой плотины ГЭС на р. Каме около г. Перми. Весной 1954 г. началось заполнение первой очереди, в 1956 г. водохранилище было залито водой до проектной отметки. В новом водоеме с общей площадью 1735 *км*² (Дубровин, Матарзин, Печёркин, 1959) бывшие леса и кустарники занимают 95% затопленной площади (Казаков, Муравейская, 1956). Некоторые участки леса и кустарников не были вырублены и часть срубленной древесины осталась в ложе водохранилища.

Поэтому плавающая (бревна, сучья и т. д.) и погруженная древесина в виде леса, кустарника на корню весьма характерны для водохранилища.

Лес, бревна и сучья в воде служат местообитанием для целого ряда гидробионтов. Для многих участков водохранилища и большой части Сылвенского залива древесина в толще воды является единственным биотопом, приподнятым над грунтом. Водная растительность при полном наполнении (с 1956 г.) в Сылвенском заливе практически отсутствует.

Древесина, попавшая в водоем, отдает в воду часть своих веществ, причем этот процесс экстрагирования чрезвычайно сложен (Строганов, 1937). Влияние лесосплава (древесины, попавшей в воду) на водоем изучалось рядом авторов, из которых многие отмечают его отрицательное влияние на санитарное состояние водоема и рыб (Кожин, 1929; Правдин, 1948; Строганов, 1937; Гусев, 1953). Другие (Остроумов, 1957; Зверева, 1947), наоборот, отмечают положительное влияние отходов лесосплава и вообще попавшей в воду древесины, так как ее наличие на минеральных грунтах повышает биомассу бентоса. А. Г. Гусев (1953) отмечает, что отрицательное влияние лесосплава на водоемы неодинаково — мало́ в реках и велико в водоемах с замедленным водообменом, например, в водохранилищах.

Для Камского водохранилища это замечание может быть справедливо только частично. Возможно, в районах сплавных рейдов, у лесных запоней и в изолированных от ветрового волнения, забитых лесом небольших заливчиках действительно создаются условия, вредные для существования гидрофауны. Однако на большей части водохранилища много затопленного леса и плавника только в прибрежной зоне, где при частых ветрах различных направлений вода хорошо перемешивается. Кроме того, водообмен Камского водохранилища значителен — ежегодно вода обменивается 10 раз, особенно интенсивно весной, в течение лета вода Сылвенского залива один раз полностью сменяется (Дубровин, Матарзин, Печеркин, 1959). Поэтому можно допустить, что затоп-

ленный лес с кустарниками и другая древесина на большой части водохранилища, в частности в Сылвенском заливе, являясь биотопом, приподнятым над грунтом, увеличивает общую биопродуктивность гидрофауны водохранилища.

В многочисленных работах о бентосе водохранилищ гидрофауна затопленного леса в большинстве случаев не учитывается, особенно с количественной стороны. Количественные данные содержат работы Ц. И. Иоффе (1954) — по Цимлянскому водохранилищу, Н. А. Остроумова (1959) — по Камскому водохранилищу и Н. П. Костаревой (1959) — о гидрофауне живых затопленных деревьев в Сылвенском заливе Камского водохранилища. Для этого же залива В. В. Громов (1959) приводит описание населения затопленных пеньков по наблюдениям в 1955 г.

Современные орудия лова не позволяют получать точных количественных данных о гидрофауне затопленного леса или кустарника, поэтому в 1955—1959 гг. мы собирали с мертвой древесины качественные пробы по всему заливу. Гидрофауна, собранная с разлагающейся, мягкой древесины, в этой статье не рассматривается. Ниже приводится характеристика гидрофауны, живущей на поверхности деревьев, бревен и кустов с корой и без коры; конечно, сюда входят и гидробионты, собранные в щелях и под отслоившейся корой. Всего в заливе в осушаемой зоне, т. е. на глубинах от 0,1 до 8 *м*, было собрано 36 таких проб.

С целью выяснения динамики заселения попавшей в воду древесины и получения количественных данных в низовье и верховье залива в 1956—1958 гг. были поставлены опыты с чурками (ель, сосна, пихта), длина чурок 15—20 *см*, диаметр 4—5 *см*, при подсчете биомассы чурка принималась за цилиндр.

Работа с мертвой древесиной выполнялась с помощью студентов Пермского университета — Ф. Поповой, . Данилиной, В. Кузнецовой и лаборанта Ф. Ф. Волеговой. Всего было проведено 23 опыта по две-шесть чурок на нитке.

ГИДРОФАУНА ПОПАВШЕЙ В ВОДУ ДРЕВЕСИНЫ

В пробах, собранных с отмерших затопленных деревьев и другой древесины прибрежья (ель, береза, ольха и т. д.), летом при температуре воды 18—20° обнаружено 15 групп различных гидробионтов. Однако девять групп — мшанки, гидры и др. (табл. 1) были обнаружены только в одной или двух пробах из 29. Личинки подёнок и жуков, а также моллюски были довольно часты лишь в 1955 и 1956 гг., в дальнейшем они почти не встречались на древесине.

Из амфипод на затопленной древесине в 1955—1958 гг. встречен только Corophium curvispinum f. devium исключительно в верховье залива (до 21 экз. в пробе). Олигохеты обнаружены почти в половине проб (табл. 1), но они не определены до видов.

Основное население самой разнообразной древесины, находящейся в воде, состоит из личинок тендипедид, встреченных во всех пробах в количестве от 20 до 1182 экз. в сачке. Всего на этом биотопе встречено 26 форм личинок тендипедид (табл. 2), но в значительном количестве проб (в девяти и более) только восемь форм: Endochironomus ex gr. tendens, Cricotopus ex gr. silvestris, Cryptochironomus ex gr. pararostratus, Ablabesmyia ex gr. monilis, Pentapedilum exectum, Glyptotendipes ex gr. gripekoveni, Limnochironomus ex gr. nervosus; род Polypedilum встречен более чем в половине проб, но в 1955 и 1956 гг. преобладал Polypedilum ex. gr. convictum, а в 1956 и 1957 гг.— Polypedilum ex. gr. nubeculosum. Из восьми форм первые две обнаружены почти во всех пробах в количестве от 2 до 1079 экз. в сачке. Наиболее разнообразны тендипедиды на деревьях и кустах — до 10 форм в пробе, очень бедны тендипедидами бревна без коры и липовая кора — только отдельные экземпляры двух-трех форм. Бедны эти биотопы и другими гидробионтами.

Наиболее часто встречающиеся формы на водных растениях и древесине одни и те же (табл. 2). На водных растениях более разнообраз-

Таблица 1

Встречаемость гидробионтов на затопленной древесине в Сылвенском заливе Камского водохранилища (в процентах к общему количеству проб)

Объекты исследования	Гидры	Мшанки	Моллюски	Пиявки	Олигохеты	Амфиподы	Клещи	Личинки тендипедид	Личинки мух	Личинки стрекоз	Личинки поденок	Личинки ручейников	Жуки и их личинки	Клопы	Личинки мокрецов
Затопленная мертвая древесина	3,4	3,4	27,4	6,8	47,8	13,7	6,8	100	3,4	6,8	27,4	3,4	10,3	6,8	3,4
Чурки 1956 г.	—	—	62,5	—	87,5	—	—	100	—	—	25,0	—	12,5	—	—
Чурки 1957 г.	—	—	8,0	28,0	92,0	—	24,0	100	—	—	4,0	8,0	8,0	—	—
Чурки 1958 г.	—	—	3,6	—	57,1	85,7	—	92,8	—	—	—	—	—	—	—

ны типичные оксифилы из ортокладиин и танитарзарин. Любопытно, что даже соотношение встречаемости отдельных форм некоторых родов, например, Tendipes, Glyptotendipes, Polypedilum, на растениях и древесине одни и те же (табл. 2). Из этого можно сделать заключение, что личинки тендипедид, особенно более обычные формы, одинаковы на водных растениях и на отмершей древесине и, как видно из работы Н. П. Костаревой (1959), на затопленных живых деревьях. Очевидно, что водные растения, как и поверхность деревьев, бревен, кустов, служат прежде всего местообитанием, приподнятым над грунтом, на котором развивается обильная бактериальная флора. Высшие растения, видимо, не являются основной пищей даже для таких типичных фитофилов, как Endochironomus. А. С. Константинов (1958), Н. С. Калугина (1959) считают личинок Endochironomus и Glyptotendipes фильтраторами. Поэтому на затопленной древесине, приподнятой над грунтом, для этих форм, как и для ряда других личинок тендипедид, создаются примерно такие же благоприятные условия жизни, как и на стеблях и листьях водных растений.

Осенью — во второй половине сентября 1958 г. при температуре воды 6,5—4,5° на сучьях и корягах в верховьях Сылвенского залива в семи пробах найдены только три формы тендипедид (Glyptotendipes ex gr. gripekoveni, Limnochironomus ex gr. nervosus, Endochironomus ex gr. tendens). Следовательно, осенью при низкой температуре воды фауна тендипедид залитой древесины сильно обеднена. В сентябре все гидробионты найдены не на коре, а под корой и в щелях древесины.

ОПЫТЫ С ЗАТОПЛЕНИЕМ ЧУРОК

Первый вариант. В низовьях залива в бухте р. Грязной в конце июля и первой половине августа 1956 г. были поставлены опыты с чурками с целью выяснения заселения гидробионтами попавшей в воду древесины в зависимости от сроков пребывания ее в воде. Опыт с чурками, покрытыми корой, и без коры, проводился в небольшом заливчике в среднем слое воды при глубине 1,5 *м*. Четыре нитки с чурками по две на каждой (с корой и без коры) были опущены одновременно и вынимались последовательно по нитке через каждые 5 дней. Температура воды во время опытов была 18,5—21,2°, прозрачность — 0,8—1,1 *м*.

За все время пребывания чурок в воде (20 дней) на них обнаружено пять групп гидробионтов (см. табл. 1), но наиболее обычны тендипедиды и олигохеты. Личинки тендипедид представлены 15 формами, причем разнообразие форм на чурках увеличивалось до последнего дня наблюдений. Однако количество всех личинок достигло максимума на

Таблица 2

Личинки тендипедид на растительном субстрате Камского водохранилища

Виды	Водные растения водохранилища	Мертвая древесина Сылвенского залива	Опытные чурки 1956 г.	Опытные чурки 1957 г.	Опытные чурки 1958 г.	Ночьк в толщ воды, 1958 г
	Колич. проб					
	26	36	8	18	28	3
Tanytarsus ex gr. exiguus Joh.	++*	+	—	—	+	—
T. ex gr. mancus v. d. Wulp.	—	+	—	—	++	0
T. ex gr. gregarius Kieff.	++	+	+	0	0	++
T. ex gr. labotifrons Kieff.	—	+	—	—	++	—
T. ex gr. lauterborni Kieff.	++	++	0	++	++	—
Tendipes f. l. plumosus L.	++	++	+	—	++	+
T. f. l. semireductus Lenz.	+	+	—	+	—	—
T. f. l. thummi Kieff.	—	+	—	—	+	—
Glyptotendipes ex gr. polytomus Kieff.	++	++	—	—	—	—
G. ex gr. gripekoveni Kieff.	0	++	0	0	—	—
Limnochironomus ex gr. nervosus Staeg.	++	++	0	0	0	+
L. ex gr. tritomus Kieff.	++	+	—	++	+	—
Endochironomus ex gr. tendens F.	0	0	0	0	0	—
E. ex gr. signaticornis Kieff.	+	—	—	—	+	—
Pentapedilum exectum Kieff.	++	++	+	++	0	0
Polypedilum ex gr. convictum Walk.	++	++	0	++	0	++
P. ex gr. nubeculosum Mg.	++	++	—	0	—	+
Cryptochironomus ex gr. defectus Kieff.	++	—	+	+	—	+
C. ex gr. pararostratus Lenz.	0	++	+	0	0	++
C. ex. gr. anomalis Kieff.	—	—	—	—	+	+
C. ex gr. viridulus F.	—	—	—	—	++	++
C. ex gr. conjugens Kieff.	—	—	—	—	+	0
Tendipedini gen (?) macrophthalma Tscher.	0	++	0	0	++	—
Polypedilum ex gr. pedestre Mg.	—	—	—	+	—	—
Cricotopus ex gr. silvestris F.	0	0	0	0	0	0
C. ex gr. algarum Kieff.	++	+	—	+	++	—
C. ex gr. latidentatus Tsher.	—	—	—	+	+	—
Psectrocladius ex gr. psilopterus Kieff.	++	++	++	0	++	+
P. medius Tsher.	+	—	—	—	—	—
Trichocladius inaequalis Kieff.	—	—	—	—	+	—
Orthocladius ex gr. ?	+	—	—	+	++	—
O. ex gr. saxicola Kieff.	—	+	—	—	—	—
Eukiefferiella bicolar Zett.	—	—	—	—	++	—
Limnophyes ex gr. ?	—	—	—	—	+	—
Orthocladiinae gen. (?) triquetra Tsher.	—	—	—	—	+	—
Thienemanniella flaviforceps Kieff.	++	—	—	—	—	—
Thienemanniella sp.	—	—	—	—	++	—
Corynoneura celeripes Winn.	—	+	—	—	—	—
Corynoneura sp.	++	++	—	—	—	—
Ablabesmyia ex gr. monilis L.	0	++	+	0	++	—
A. ex gr. lentiginosa Fries.	+	+	+	—	++	—
A. culticalcar Kieff.	—	—	—	—	+	—
Procladius Skuze	++	—	—	+	+	—

* 0 — в половине и более проб, ++ — в нескольких пробах, + — в одной-двух пробах, — нет.

15-й день, после чего стало уменьшаться (табл. 3), очевидно, за счет вылета ряда форм, так как количество куколок было наибольшим на 15-й день. Из 15 форм встречены более чем в половине проб семь форм (см. табл. 2). Эти формы и были обычными в 1956 г., но из них в массовом количестве встречались только пять форм: Endochironomus ex gr. tendens — до 13076 экз./$м^2$, Cricotopus ex cr. silvestris — до 4328, Tendipedini gen. (?) macrophthalma — 1842, Limmochironomus ex gr. nervosus — 2528 и Polypedium ex gr. convictum — 1023 экз./$м^2$. Все эти пять форм личинок достигли максимума обилия на 15-й день. Почти все

15 форм тендипедид обнаружены на всех чурках. Встречаемость семи обычных форм почти одинакова во всех пробах. Однако общее количество личинок, в том числе и обычных форм, на чурках с корой значительно больше, чем на чурках без коры. В соответствии с обилием биомасса тендипедид на чурках с корой в четыре раза больше, чем на чурках без коры (табл. 4). Наибольшая биомасса на всех чурках наблюдалась не на 15-й, а на 10-й день пребывания их в воде (см. табл. 3). Биомасса тендипедид по отношению к общей биомассе на чурках с корой колебалась от 73,5 до 99,9% (в среднем 93,5%), поэтому общая средняя биомасса — 2,65 *г/м²* только на 0,16 *г/м²* превышала среднюю биомассу тендипедид (за счет личинок поденок или моллюсков) (табл. 4). Мелкие олигохеты увеличивают общую биомассу только на 1—2 *мг/м²*.

Второй вариант. В июле 1957 г. на том же участке залива, что и в 1956 г., были поставлены аналогичные опыты с целью выяснения заселения гидробионтами древесины, находящейся на различных глубинах осушаемой зоны. Для этого на одной нитке привязывали три пары чурок (с корой и без коры), первая пара в 0,5 *м* от поверхности, вторая — в среднем слое, третья — в 0,5 *м* от дна. Нитки были опущены на расстоянии до 120 *м* от берега, глубина станций — до 7 *м*, глубина осушаемой зоны — 8 *м*. Температура воды была 17,5—21,0°, прозрачность — 0,8—1,0 *м*.

После пребывания чурок в воде от 8 до 20 дней на них обнаружено восемь групп гидробионтов (см. табл. 1). Олигохеты встречены почти на всех чурках, но представлены мелкими формами, поэтому средняя биомасса их составляет только 2,7% общей. Из других групп лишь биомасса пиявок достигла в среднем 2,2%. Моллюски и ряд других групп не играли сколько-нибудь заметной роли в общей биомассе.

Как и в 1956 г., личинки тендипедид были основными гидробионтами, населяющими опытные чурки, биомасса их составляла не менее 83% общей биомассы, в среднем для всех проб 93,8%. В 1957 г. на чурках поселилась 21 форма личинок тендипедид (см. табл. 2), сравнительно с 15 формами в 1956 г. Однако в 1957 и 1956 г. большинство руководящих и массовых форм были одни и те же: Endochironomus ex gr. tendens, Cricotopus ex gr. silvestris и другие (см. табл. 2).

Средняя наибольшая биомасса и обилие личинок тендипедид отмечались на 10-й день опыта, после чего уменьшились, но на 18—20-й день вновь увеличились (см. табл. 3).

Из табл. 4 следует, что как и в 1956 г. максимальное количество тендипедид и их биомасса были на чурках с корой, превышая биомассу чурок без коры почти в пять раз. Чурки, нахо-

Таблица 3

Среднее количество и биомасса личинок тендипедид в зависимости от времени пребывания чурок в воде Сылвенского залива Камского водохранилища

Показатели	Июль-август 1956 г.				Июль 1957 г.				Июль 1958 г.		
	Колич. дней пребывания под водой										
	5	10	15	20	8	10	16	18—20	5	9	15
Количество, экз./*м²*	3128	6819	14440	6695	4882	5127	1251	2077	263	1321	817
Биомасса, *г/м²*	1,856	3,965	2,424	1,135	2,004	2,490	1,524	2,221	0,070	0,446	0,288

Таблица 4

Среднее количество и биомасса личинок тендипедид на опытных чурках в Сылвенском заливе Камского водохранилища

Показатели	Июль-август 1956 г.			Июль 1957 г.									Июль 1958 г.	
							поверхность			дно и средние слои			поверхность	дно
	без коры	с корой	средн.	без коры	с корой	средн.	без коры	с корой	средн.	без коры	с корой	средн.		
Количество, экз./$м^2$	4280	11521	7901	1397	4112	2810	2776	4735	3757	1002	4076	2539	1027	639
Биомасса, $г/м^2$	0,955	4,018	2,487	0,729	3,513	2,121	1,678	3,474	2,576	0,458	3,524	1,991	0,344	0,709

дящиеся в поверхностном слое воды, заселяются гидробионтами более обильно, и их количество, как и биомасса, уменьшается от поверхности ко дну (8,6—4,7—2,2 $г/м^2$). Биомасса чурок с корой у поверхности через 18 дней пребывания их в воде превышала биомассу чурок на той же нитке, но в придонном слое (6,5 *м*) в четыре раза. В среднем биомасса на всех чурках, находящихся в течение 8—20 дней на глубине 0,5—1,0 *м*, превышала биомассу на чурках с глубины 2,5—6,5 *м* на 0,5 $г/м^2$. Во всех слоях воды и при различных сроках опыта биомасса и обилие личинок тендипедид всегда больше на чурках с корой. Средняя биомасса для всех чурок в 1957 г. несколько меньше биомассы 1956 г.

В декабре 1957 г. при температуре воды 0° на том же участке, что и летом, в воду под лед была опущена одна нитка с двумя чурками (поверхность, дно). Через 20 дней нитка была вынута, но личинок тендипедид и других гидробионтов макробентоса на чурках не оказалось. Очевидно, зимой заселение гидробионтами затопленной древесины не происходит.

Третий вариант. 8 июля 1958 г. в верховье залива на участке, открытом ветровому волнению, на глубине 2 *м* (в 15 *м* от уреза воды) было опущено 15 нитей (по две чурки с корой на каждой) в 0,5 *м* от поверхности и 0,5 *м* от дна. Температура воды была 18—20°, прозрачность 0,6—1,0 *м*. Опыт был поставлен с целью проследить суточную динамику заселения попавшей в воду древесины. Для этого ежедневно (с 9 июля) вынимали по одной нитке в течение 15 дней.

За все время наблюдений на чурках обнаружены четыре группы гидробионтов, но, как видно из табл. 1, постоянно встречались только тендипедиды и амфиподы (корофий), мелкие олигохеты были более обычны в придонном слое, но количество их не превышало 32 экз./$м^2$.

Уже через сутки (9 июля) появились корофии, количество которых с некоторыми колебаниями увеличилось до максимума на 10—11-й день наблюдений. Корофий встречался почти во всех пробах, но более часто и обильно (до 527 экз./$м^2$) на чурках поверхностного слоя.

Личинки тендипедид появились на 2-е сутки (с 10 июля)и после этого встречались постоянно до конца опыта. Всего отмечено 32 формы тендипедид (см. табл. 2), но более часто (в 50—93% проб) только девять форм (в большинстве те же, что и в предыдущих опытах, (см. табл. 2). Из них семь форм обычны у поверхности и у дна. Из остальных двух Tanytarsus ex gr. mancus более часто встреча-

лись в придонном слое, а Eukiefferiella bicolor — в поверхностном слое. Все остальные личинки встречены лишь на отдельных чурках в разные дни или с перерывами от 1 до 4 дней. Из обычных девяти форм только Limnochironomus ex gr. nervosus и Cryptochironomus ex gr. pararostratus появились на 2-й день и встречались постоянно до конца опыта при максимуме на 10—12-й день. Другие семь форм встречались с перерывами в 2—4 дня, некоторые из них появились на чурках на 3-й или 4-й день опыта.

За время опыта величина личинок тендипедид была различна: одновременно встречались как крупные (8,5—19,0 *мм*), так и мелкие личинки (1,5—3,5 *мм*) разных форм. Например, как правило, совместно встречались мелкие (3,5 *мм*) и крупные (15—14 *мм*) личинки Cryptochironomus ex gr. pararostratus. Однако самые крупные личинки этой формы отмечены на 7-й день опыта.

Общее количество тендипедид со значительными колебаниями от 31 до 1844 экз./$м^2$ увеличивалось в течение 9—10 дней. Биомасса в поверхностном слое нарастала с 0,006 до 0,730 $г/м^2$ (на 9-й день), в придонном слое с 0,015 до 1,720 $г/м^2$ (на 11-й день). Колебание биомассы тендипедид на отдельных чурках значительно и зависит не только от количества личинок, но и от их величины, поэтому наибольшая биомасса в придонном слое наблюдалась на 11-й день, благодаря крупным личинкам Endochironomus ex gr. tendens (до 19 *мм*) и Limnochironomus ex gr. nervosus (до 14 *мм*), а не на 10-й день при количественном максимуме.

Общая биомасса гидробионтов увеличилась за счет корофия с 0,004 (поверхность) и 0,006 (дно) в 1-е сутки с некоторыми колебаниями до 0,94 у поверхности на 9-й день и до 2,1 $г/м^2$ у дна на 11-й день пребывания чурок в воде.

Осенью, в конце сентября, при температуре воды 6,5—4,5° на том же участке, что и летом, были опущены три нитки с чурками, которые вынимали по одной через каждые 5 дней. Через 5 дней на чурках тендипедид не оказалось, а через 15 дней были найдены лишь три личинки. Следовательно, осенью при температуре воды ниже 10° попавшая в воду древесина практически не заселяется тендипедидами. Миграция из Сылвы молоди корофия при низких температурах воды, видимо, прекращается, так как за все время опыта корофий на чурках не поселился.

На чурки, как и на различную древесину в воде, личинки тендипедид и их кладки могут оседать из толщи воды. За все 3 года на чурках кладок тендипедид не отмечено: очевидно, это объясняется тем, что вероятность попадания яиц на небольшие чурки очень мала. Однако наблюдалось резкое увеличение количества мелких личинок одной формы на некоторых чурках, например, Endochironomus ex gr. tendens в 1956 г. на окоренной чурке через 5 дней не было, на другой такой же чурке, вынутой на 10-й день, оказалось 4000 экз./$м^2$, в том же году на чурках с корой Limnochironomus ex. gr. nervosus появился только на 15-й день сразу в количестве 2500 экз./$м^2$. Такие скачки в количестве личинок этих форм можно объяснить выплодом их из яиц, так как оседание из толщи воды в течение 10—15 дней большого количества личинок одной формы только на одну чурку, минуя соседние, невероятно. Большинство форм личинок тендипедид на опытных чурках появляется в небольшом количестве и постепенно, с колебаниями увеличивается до 10—15-го дня нахождения чурок в воде; ряд форм личинок встречается лишь на отдельных чурках и в разные сроки. Судя по наблюдениям в 1957 и 1958 гг., после максимума на 9—10-й день, через 2—3 дня (1958 г.) или больше (1957 г.) количество личинок вновь увеличивается. Возможно, в течение лета на древесине в воде личинки тендипедид имеют не один, а несколько максимумов обилия

через 10—15 дней каждый, в зависимости от сроков выплода и количества генераций отдельных видов.

Можно предположить, что заселение попавшей в воду древесины и особенно опытных чурок шло преимущественно путем осаждения личинок из толщи воды. Для проверки этого предположения в июле 1958 г. было профильтровано по три раза днем (12—14 час.) и ночью (1—2 час.) по 400 *л* воды через планктонную сеть из газа с ячеей 0,2 *мм*. Оказалось, что днем в толще воды у поверхности личинок тендипедид почти нет, общее количество их не превышало 18 экз./$м^3$. В ночных же пробах встречено 14 форм личинок (см. табл. 2) — до 145 экз./$м^3$, причем формы, попавшие во все пробы или в две из трех, обычны и на чурках, например, Cricotopus ex. gr. silvestris (см. табл. 2). Следовательно, на опытные чурки и вообще древесину, находящуюся в воде, личинки оседают ночью. Таким образом, наши данные подтверждают и дополняют наблюдения А. С. Константинова (1958), Н. К. Алексеева (1955), Ф. Д. Мордухай-Болтовского и А. И. Шиловой (1955) и Н. С. Калугиной (1959) о временном планктонном образе жизни некоторых молодых личинок тендипедид. Однако, по нашим наблюдениям, наибольшее количество личинок в поверхностном слое воды было ночью, а не при солнечном свете, как утверждает Н. К. Алексеев (1955). На участках, где много древесины, яйца тендипедид могут прикрепляться или осаждаться и непосредственно на бревна, лес и сучья.

Первый максимум биомассы и количества личинок тендипедид на 10—15-й день нахождения чурок в воде зависит, можно полагать, от накопления к этому сроку взрослых личинок, осевших из толщи воды. Личинки после их выплода из осевших яиц за 10—15 дней, конечно, не успевают закончить цикл своего развития. Общий видовой состав, а также часто встречающиеся и особенно массовые формы тендипедид (Endochironomus ex gr. tendens и Cricotopus ex gr. silvestris) на затопленном лесе, кустарниках, бревнах и опытных чурках одинаковы (см. табл. 2). Поэтому полученные нами в результате опытов количественные данные могут быть без большой ошибки перенесены и на естественно затопленную древесину. Средняя наибольшая биомасса для чурок с корой и без коры в низовье — 4—2,5 *г*/$м^2$, в верховье залива — около 1 *г*/$м^2$; следовательно, средняя летняя биомасса тендипедид затопленной древесины не менее 2 *г*/$м^2$.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Н. К., 1955. О заселении хирономид по водоему, Вопр. ихтиол., вып. 5.

Громов В. В., 1959. Бентос Сылвенского залива Пермского водохранилища на р. Каме летом 1955 г., Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, М.— Л.

Гусев А. Г., 1953. Влияние лесосплава на условия обитания рыб и их кормовых объектов, Автореф. дис., Петрозаводск.

Дубровин Л. И., Матарзин Ю. М., Печёркин И. А., 1959. Камское водохранилище, Пермгиз.

Зверева О. С., 1947. Животное население сплавных бревен и бентос лесосплавного участка реки, Докл. АН СССР, 56, № 6.

Иоффе Ц. И., 1954. Донные кормовые ресурсы Цимлянского водохранилища в первый год его существования, Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. х-ва, т. 34.

Казаков А. М., Муравейская В. М., 1956. Камское водохранилище Молотовгиз.

Калугина Н. С., 1959. О некоторых возрастных изменениях в строении и биологии личинок хирономид (Diptera, Chironomidae), Тр. Всес. гидробиол. о-ва, т. 9.

Кожин Н., 1929. Лесосплав и рыболовство, Бюл. рыбн. х-ва СССР, вып. 4.

Константинов А. С., 1958. Биология хирономид и их разведение, Тр. Саратовск. отд. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. х-ва, т. 5.

Костарева Н. П., 1959. Заселение древесной растительности гидробионтами в Пермском водохранилище, Изв. Ест.-научн. ин-та при Пермск. гос. ун-те, т. 14, вып. 3.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. и Шилова А. И., 1955. О временном планктонном образе жизни личинок Glyptotendipes (Diptera, Tendipedidae), Докл. АН СССР, т. 105, № 1.

Остроумов Н. А., 1957. Лесосплав и рыбное хозяйство некоторых северных рек Европейской части СССР, Изв. Ест.-научн. ин-та при Пермск. гос. ун-те, т. 14, вып. 1.—1959. Развитие жизни в Пермском водохранилище в первые годы его существования, Тр. Всес. совещ. по биол. основ рыбн. х-ва, Томск. гос. ун-т.
Правдин И. Ф., 1948. Влияние сплава и стоков бумажного производства на биологию рыб, Изв. Карело-Финск. базы АН СССР, № 1, Петрозаводск.
Строганов Н. С., 1937. Физиологическое действие продуктов экстракции и распада древесины на речных рыб, Уч. зап. Моск. гос. ун-та, вып. 9, биология.

HYDROFAUNA OF FLOODED WOOD IN THE SYLVENSK BAY, KAMA WATER RESERVOIR

V. V. GROMOV

State University of Perm

Summary

Of hydrobionts found on flooded wood and experimental chocks in the zone of the Sylvensk bay taken under draining, Tendipedid-larvae are most common (table 1) being presented by 26 forms (table 2) of which Cricotopus ex gr. silvestris and Endochironomus ex gr. tendens are the most characteristic ones. On fir chocks placed into water the biomass and number of Tendipedids increases up to the 10—15th day of experiment (table 3). The main biomass of chocks immersed in water makes 2 g/m^2. Qualitative composition of most common hydrobionts on experimental chocks and naturally flooded wood is the same.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1961, том XL, вып. 3

БИОЦЕНОЗЫ РЫХЛЫХ ГРУНТОВ ЧЕРНОМОРСКОЙ ЧАСТИ ПОДВОДНОГО СКЛОНА ТАМАНСКОГО ПОЛУОСТРОВА

К. М. ПЕТРОВ

Лаборатория аэрометодов Академии наук СССР (Ленинград)

Основные сведения по биоценозам подводного склона Таманского п-ова принадлежат С. А. Зернову (1913), В. П. Воробьеву (1936) и К. Н. Несису (1957). В 1957 и 1958 гг. изучение бентоса указанного района производилось Черноморской экспедицией Лаборатории аэрометодов АН СССР; материалы последней положены в основу настоящей статьи.

При наших исследованиях применялась стандартная методика работ: пробы бентоса брали дночерпателем Петерсена (1/40 и 1/25 *м*²); образцы промывали в сите (0,5 *мм*) и фиксировали в денатурате. Всего было сделано около 300 станций на площади около 300 *км*². Образцы обрабатывали на кафедре ихтиологии и гидробиологии Ленинградского государственного университета. Большую помощь при обработке материала оказала студентка кафедры Р. И. Осина, за что приносим ей глубокую благодарность.

Полученные данные позволили составить краткие характеристики биоценозов, карты биоценозов в масштабе 1 : 50 000 (в статье карты уменьшены) и описания основных закономерностей распределения биоценозов.

При обработке образцов учитывались только две систематические группы: моллюски и раки-отшельники. Кроме того, при определении биомассы раков-отшельников тельце рака не отделяли от раковины.

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА

Исследуемый район ограничен на западе меридианом, проходящим через Керченский пролив, на востоке — через Анапу; его верхним пределом служит уровень моря, нижним — 30—40-метровая изобата.

Акватория лежит в области воздействия основной струи течения, двигающейся вдоль берега против часовой стрелки. При сильных и продолжительных ветрах западных румбов направление течения может меняться на противоположное. Тогда изливающиеся через Керченский пролив опресненные азовские воды проникают далеко на юго-восток, вплоть до Анапы. Средняя годовая соленость моря около 18‰. Температура воды в феврале — от 2° (у Керченского пролива) до 6° (у Анапы), в августе — около 23°. Среднегодовая температура воды — от 13° (у Керченского пролива) до 15° (у Анапы).

Берега черноморской части подводного склона Таманского п-ова слабоизрезанные, открытые прибою. Примыкающий к ним подводный склон образует полого наклоненную площадку шириной до 50 *км*. 30-метровая изобата проходит на расстоянии около 10 *км* от берега.

Морское дно на участке от Керченского пролива до меридиана оз. Соленого представляет собой абразионную поверхность, перекрытую тонким плащом современных осадков. Повсеместно вдоль берега и в удалении от него наблюдаются выходы коренных пород: каменистых и глинистых (последние занимают иногда значительные площади). Современные осадки представлены в основном песчаными и ракушечными грунтами. Песчаные отложения приурочены к прибрежной части. Они образовались в результате разрушения морем песчаных пород, слагающих берег и дно. Ракушечные грунты различны по генезису. Одни из них приурочены к участкам дна с многочисленными выходами каменистых пород (глубина от 10—12 до 20 *м*); ракуша здесь образуется в основном за счет накопления створок отмерших моллюсков, обитающих на скалах. Другие приурочены к бо́льшим глубинам (более 20—25 *м*); их образование происходит за счет собственной продукции местных биоценозов.

На участке от меридиана оз. Соленого до Анапы морское дно сложено толщей песчаных отложений, принесенных древней Кубанью. Выходы каменистых пород наблюдаются только в одном месте в районе банки Марии Магдалины; к ней приурочены ракушечные грунты, образованные за счет накопления створок отмерших моллюсков, обитающих на скалах. На глубине более 20 -25 *м* располагаются ракушечные заиленные грунты, образованные за счет собственной продукции местных биоценозов.

ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЦЕНОЗОВ

1. Биоценоз Donax julianae[1]. Его ядро образовано моллюском Donax julianae (Andr.) Kunicki. Характерный вид — Diogenes sp. Плотность населения 22 экз./м², биомасса 66 г/м². Биоценоз занимает песчаные среднезернистые грунты на глубине от 0,3—0,5 до 1,5—2,0 м.

Биоценоз близок к группировке Donax julianae и Venus gallina $\left(\frac{U \cdot Doj}{A. Pl + Sls}\right)$, описанной Л. В. Арнольди (1939, 1949) для Каркинитского залива.

2. Биоценоз Diogenes (см. таблицу и рис. 1, А). Его ядро образовано раком-отшельником (Diogenes sp.). Характерные виды: Donax julianae (Andr.) Kunicki, Tellina exigua Poli, Venus gallina L. Биоценоз занимает песчаные среднезернистые грунты на глубине от 2 до 5 м.

Биоценоз близок к группировке диогенового песка (очевидно, ее верхней части), описанной Н. Загоровским и Д. Рубинштейном (1916) для Одесского залива. Черты сходства имеются у него также с биоценозом «прибрежного песка около уровня воды», изученного С. А. Зерновым (1913) у Севастополя, с биоценозом $\left(\frac{U \cdot Doj}{A. Pl + Sls}\right)$, описанным Л. В. Арнольди (1949) для Каркинитского залива, с группировкой животных, обитающих на чистом крупном песке у берегов Карадага (Бекман, 1952).

3. Биоценоз Venus gallina+Diogenes (см. таблицу и рис. 1 Б). Его ядро образовано следующими видами: Venus gallina L., Diogenes sp. и Nassa reticulata L. Характерный вид — Tapes sp. К второстепенным и случайным видам относятся: Donax sp., Meretrix rudis Poli, Syndesmia ovata Philip. Биоценоз занимает песчаные заиленные с примесью ракуши грунты на глубине от 5—7 до 10—12 м.

Биоценоз близок к группировке диогенового песка (очевидно, ее нижней части), описанной Н. Загоровским и Д. Рубинштейном (1916) для Одесского залива. Черты сходства имеются у него также с группировкой животных, обитающих на чистом крупном песке у берегов Карадага (Бекман, 1952).

4. Биоценоз Venus gallina+Mactra subtruncata (см. таблицу, рис. 1, В). Его ядро образовано следующими видами: Venus gallina L., Mactra subtruncata Da Costa, Nassa reticulata L. Характерные виды: Donax sp. и Diogenes sp. К второстепенным и случайным видам относятся: Calyptraea chinensis L., Gouldia minima Mont., Meretrix rudis Poli, Tapes sp., Tellina exigua Poli. Биоценоз занимает песчаные заиленные грунты, иногда с незначительной примесью ракуши на глубине от 5—7 до 15—17 м.

Биоценоз близок к группировке Venus, Divaricella, Mactra $\left(\frac{V. Dd. M.}{a. S. sl.}\right)$, описанной Л. В. Арнольди (1941) для прибрежья южного Крыма. Черты сходства имеются у него также с шестой и седьмой фацией биоценоза песка, изученного С. А. Зерновым (1913); с биоценозом Venus, Divaricella, Gouldia в районе Гудаутской банки (Никитин, 1934), с биоценозом Divaricella, Venus, Gouldia в восточной части южного берега Крыма (Никитин, 1948), с биоценозом Venus в Каркинитском заливе (Арнольди, 1949); с группировкой животных, населяющих мелкий, слегка заиленный песок у берегов Карадага (Бекман, 1952).

5. Биоценоз Venus gallina + Meretrix rudis (см. табли-

[1] Выделение биоценоза Donax julianae производится главным образом по материалам визуальных наблюдений, поэтому границы биоценоза на картах не приводятся (его положение обозначено внемасштабным знаком). Сказанное следует учитывать также при оценке точности количественных характеристик биоценоза.

*Сводная таблица количественных характеристик биоценозов рыхлых грунтов черноморской части подводного склона Таманского полуострова**

Виды животных	Биоценозы																											
	Diogenes				Venus gallina + Diogenes				Venus gallina + Mactra subtruncata				Venus gallina + Maretrix rudis				Modiola adriatica				Venus gallina + Tapes				Gouldia minima + Divaricella divaricata			
	ρ	v	b	$\sqrt{\rho v}$	ρ	v	b	$\sqrt{\rho v}$	ρ	v	b	$\sqrt{\rho v}$	ρ	v	b	$\sqrt{\rho v}$	ρ	v	b	$\sqrt{\rho v}$	ρ	v	b	$\sqrt{\rho v}$	ρ	v	b	$\sqrt{\rho v}$
Моллюски																												
Calyptraea chinensis L.	—	—	—	—	—	—	—	—	8	25	?	14,1	16	25	?	20,0	26	48	5	35,3	13	37	?	21,9	10	33	3	18,1
Cardium exiguum Gmelin	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	32	8	21,9	3	25	?	8,7	—	—	—	—
C. paucicostatum Sowerby	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	40	?	17,9	4	33	33	11,5	—	—	—	—	—	—	—	—
C. simile Mil.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	25	?	5,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Cerithium ponticum Mil.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	100	483	10,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Divaricella divaricata L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	25	?	5,0	—	—	—	—	31	153	26	68,9
Donax sp.	—	—	—	—	14	19	?	16,3	17	40	18	26,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
D. julianae (Andr.) Kunicki	36	39	62	37,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gibbula albida Gmelin	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	29	?	17,9	—	—	—	—	3	25	60	8,7
G. divaricata L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	25	?	12,2
Gouldia minima Mont.	—	—	—	—	—	—	—	—	2	25	?	7,1	24	73	14	41,8	39	78	16	55,2	16	70	14	23,7	65	72	19	68,4
Mactra subtruncata Da Costa	—	—	—	—	—	—	—	—	26	52	19	36,8	32	41	24	36,2	11	69	32	27,5	16	25	25	20,0	—	—	—	—
Meretrix rudis Poli	—	—	—	—	7	25	?	13,2	2	25	?	7,1	72	59	58	65,2	51	53	50	51,9	30	43	29	35,9	6	25	?	12,2
Modiola adriatica Lam.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	73	83	267	77,8	3	25	23	8,7	14	31	42	20,8
Mytilaster lineatus Gmelin	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	25	?	5,0	3	25	?	8,7	—	—	—	—
Mytilus galloprovincialis Lam.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19	38	504	26,9	3	50	155	12,2	—	—	—	—
Nassa reticulata L.	—	—	—	—	42	40	52	40,9	40	32	20	35,8	48	40	28	43,8	33	48	63	39,8	46	39	39	42,3	17	33	50	23,7
Pecten ponticus Bucq., Dautz et Dolff.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	27	102	17,2	3	25	?	8,7	—	—	—	—
Syndesmya alba Wood	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	25	5	11,1	6	25	5	12,2	6	25	?	12,2
S. ovata Philip.	—	—	—	—	7	40	12	16,9	—	—	—	—	—	—	—	—	7	48	12	18,3	3	25	?	8,7	—	—	—	—
Tapes sp.	—	—	—	—	21	33	137	26,3	2	25	?	7,1	8	50	32	20,0	56	55	107	55,0	57	55	91	56,0	34	31	98	32,5
Tellina donacina L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	25	?	5,0	3	25	?	8,7	27	37	40	31,6
T. exigua Poli	12	40	20	21,9	—	—	—	—	2	25	3	7,1	—	—	—	—	1	25	?	5,0	—	—	—	—	3	25	15	8,7
Venus gallina L.	24	12	16	16,7	70	98	186	82,8	94	112	204	102,6	100	118	175	108,6	43	61	64	51,2	83	93	114	87,8	45	67	127	54,9
Ракообразные																												
Diogenes sp.	72	58	33	64,4	42	67	76	53,0	17	31	19	23,9	24	29	8	26,4	7	40	20	16,7	10	50	49	22,3	10	41	57	20,2
Плотность (шт./$м^2$)	66				131				151				236				228				174				179			
Биомасса ($г/м^2$)	55				195				210				222				449				154				107			

* ρ — **процент встречаемости,** v — **плотность населения** (шт./$м^2$), b — **биомасса** ($г/м^2$), $\sqrt{\rho v}$ — **индекс плотности.**

цу 1, рис. 1,*Г*). Его ядро образовано Venus gallina L. и Meretrix rudis Poli. Характерные виды: Nassa reticulata L., Gouldia minima Mont., Mactra subtruncata Da Costa, Diogenes sp., Tapes sp., Calyptraea chinen-

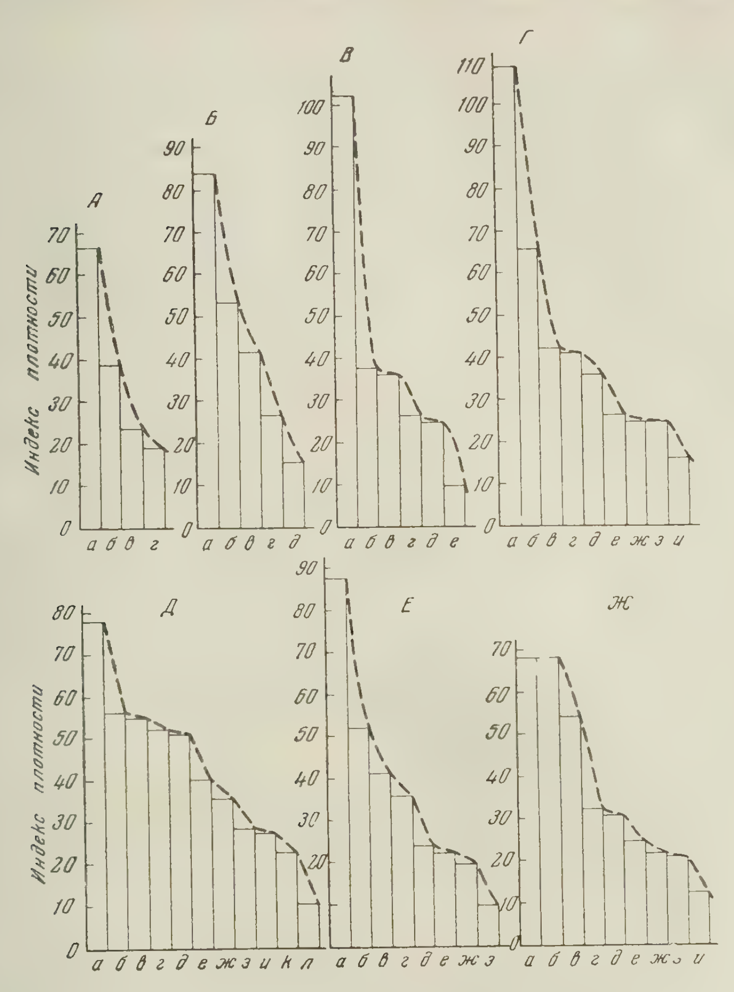


Рис. 1. Графики индексов плотности населения биоценозов рыхлых грунтов подводного склона Таманского п-ова

А—биоценоз Diogenes: *а*—раки-отшельники, *б*—Donax julianae, *в*—Telliana exigua, *г*—Venus gallina; *Б*—биоценоз Venus gallina+Diogenes: *а*—Venus gallina, *б*—раки-отшельники, *в*—Nassa reticulata, *г*—Tapes sp., *д*—прочие; *В*—биоценоз Venus gallina+Mactra subtruncata: *а*—Venus gallina, *б*—Mactra subtruncata, *в*—Nassa reticulata, *г*—Donax sp., *д*—раки-отшельники; *е*—прочие; *Г*—биоценоз Venus gallina+Meretrix rudis: *а*—Venus gallina, *б*—Meretrix rudis, *в*—Nassa reticulata, *г*—Gouldia minima, *д*—Mactra subtruncata, *е*—раки-отшельники, *ж*—Tapes sp., *з*—Calyptraea chinensis *и*—прочие; *д*—биоценоз Modiola adriatica: *а*—Modiola adriatica, *б*—Gouldia minima, *в*—Tapes sp., *г*—Meretrix rudis, *д*—Venus gallina, *е*—Nassa reticulata, *ж*—Calyptraea chinensis, *з*—Mactra subtruncata, *и*—Mytilus galloprovincialis, *к*—Cardium exiguum, *л*—прочие; *Е*—биоценоз Venus gallina+Tapes: *а*—Venus gallina, *б*—Tapes sp., *в*—Nassa reticulata, *г*—Meretrix rudis, *д*—Gouldia minima, *е*—раки-отшельники, *ж*—Mactra subtruncata, *з*—прочие; *Ж*—биоценоз Gouldia minima+Divaricella divaricata: *а*—Gouldia minima, *б*—Divaricella divaricata, *в*—Venus gallina, *г*—Tapes sp., *д*—Tellina donacina, *е*—Nassa reticulata, *ж*—Modiola adriatica, *з*—раки-отшельники, *и*—прочие

sis L. К второстепенным и случайным видам относится Cardium paucicostatum Sowerby. Биоценоз занимает песчаные заиленные с примесью ракуши грунты на глубине от 15—17 до 20—25 *м*.

Биоценоз близок к группировке Divaricella, Meretrix, Venus, описанной В. Н. Никитиным (1934) для района Гудаутской банки, и к группиров-

ке Venus $\left(\frac{V}{a.\ l.\ i.\ sl.}\right)$ у прибрежья южного Крыма (Арнольди, 1941). Черты сходства имеются у него также с биоценозом Mactra, Cardium paucicostatum и Meretrix в восточной части южного берега Черного моря (Никитин, 1948).

6. Биоценоз Modiola adriatica (см. таблицу и рис. 1, *Д*). Его ядро образовано следующими видами: Modiola adriatica Lam., Gouldia minima Mont., Tapes sp., Meretrix rudis Poli., Venus gallina L. Характерные виды: Nassa reticulata L., Calyptraea chinensis L., Mactra subtruncata Da Costa, Mytilus galloprovincialis Lam., Cardium exiguum Gmelin. К второстепенным и случайным видам относятся: Cardium paucicostatum Sowerby, C. simile. Mil., Cerithium ponticum Mil., Divaricella divaricata L., Gibbula albida Gmelin, Mytilaster lineatus Gmelin, Pecten ponticus Bucq., Dautz. et Dollf., Syndesmia alba Wood., S. ovata Philip., Tellina donacina L., T. exigua Poli, Diogenes sp. Биоценоз занимает ракушечные, заиленные слегка опесчаненные грунты на глубине от 20—25 *м* и глубже.

Биоценоз близок к группировке Mytilus, Modiola adriatica, Tapes rugatus, описанной В. Н. Никитиным (1948) в восточной части южного берега Черного моря, и к группировке Modiola adriatica у берегов Карадага (Бекман, 1952). Черты сходства имеются у него также с шестой и седьмой фацией биоценоза песка, изученного С. А. Зерновым.

7. Биоценоз Venus gallina+Tapes. (см. таблицу, рис. 1, *Е*). Его ядро образовано следующими видами: Venus gallina L., Tapes sp., Nassa reticulata L., Meretrix rudis Poli. Характерные виды: Gouldia minima Mont., Diogenes sp., Mactra subtruncata Da Costa. К второстепенным и случайным видам относятся: Calyptraea chinensis L., Cardium exiguum Gmelin, Modiola adriatica Lam., Mytilaster lineatus Gmelin, Mytilus galloprovincialis Lam., Pecten ponticus Bucq., Dautz. et Dollf, Syndesmia alba Wood., S. ovata Philip., Tellina donacina L. Биоценоз занимает ракушечные опесчаненные, слегка заиленные грунты на глубине от 10—12 до 15—17 *м*.

Биоценоз близок к группировке Venus gallina и Tapes rugatus $\left(\frac{V.\,Tr.}{Al+Ca.Sls.}\right)$, описанной Л. В. Арнольди (1949) для Картинитского залива. Черты сходства имеются у него также с шестой и седьмой фацией биоценоза песка, изученного С. А. Зерновым (1913).

8. Биоценоз Gouldia minima+Divaricella divaricata (см. таблицу и рис. 1, *Ж*). Его ядро образовано следующими видами: Gouldia minima Mont., Divaricella divaricata L., Venus gallina L. Характерными видами служат Tapes sp., Tellina donacina L., Nassa reticulata L., Modiola adriatica Lam. и раки-отшельники. К второстепенным и случайным видам относятся Calyptraea chinensis L., Gibbula albida Gmelin, G. divaricata L., Meretrix rudis Poli, Tellina exigua Poli, Syndesmia alba Wood. Биоценоз занимает песчаные детритовые с примесью ракуши грунты на глубине от 10—12 до 17—20 *м*.

Биоценоз близок к группировке Venus, Divaricella, Gouldia, описанной В. Н. Никитиным (1934) в районе Гудаутской банки, к группировке Divaricella, Venus, Gouldia в восточной части южного берега Крыма (Никитин, 1948) и к группировке «ракушечного песка у Песчаной бухты», изученной С. А. Зерновым (1913).

Биоценоз фолад[2]. Его ядро образовано моллюсками-камнеточцами (Pholas dactylus L., Barnea candida L.). Они обитают в выходах глин на глубине около 10—15 *м*. Выделение биоценоза фолад на

---

[2] Биоценоз фолад не относится к биоценозам рыхлых грунтов. Мы упоминаем его потому, что занимаемая им площадь оказалась достаточно большой, чтобы отобразить ее на карте.

карте имеет предварительный характер. Оно основано на двух фактах: 1) на неоднократно наблюдавшейся приуроченности фолад к выходам глин на глубине 10—15 *м* и 2) на широком распространении выходов глин на глубине до 10—15 *м* в районе мыса Панагия.

Материал к характеристике биоценоза можно найти в статье В. Н. Никитина (1951). По его сведениям, плотность населения фолад на глубине 2—7 *м* у берегов Кавказа составляла до 40000 экз. на 1 $м^2$.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОЦЕНОЗОВ

Закономерности распределения биоценозов рыхлых грунтов на черноморской части подводного склона Таманского п-ова подтверждают известную зависимость состава бентоса от характера субстрата и глубины. В связи с этим описанные биоценозы подразделяются на две

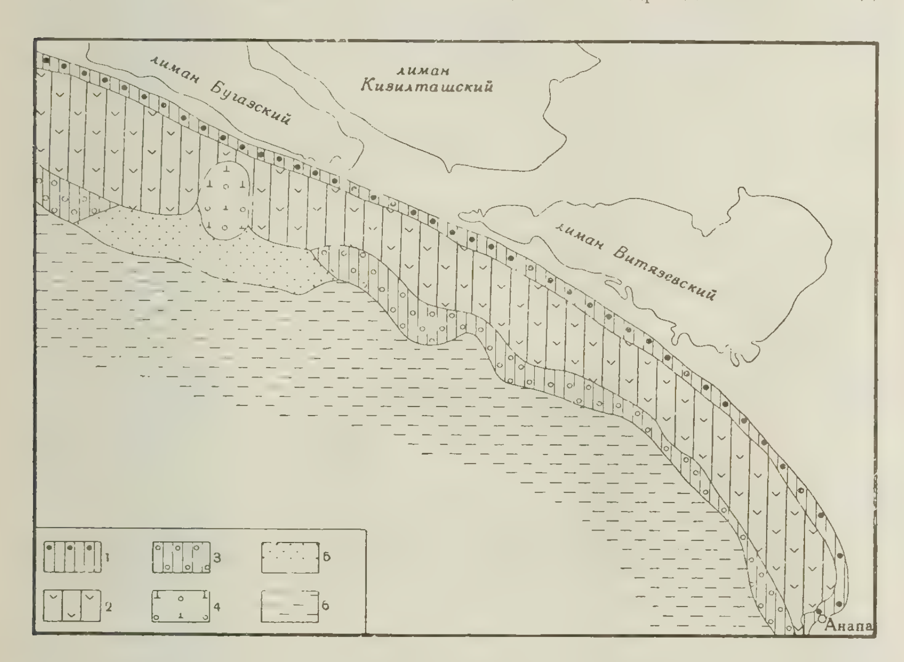


Рис. 2. Карта биоценозов рыхлых грунтов подводного склона Таманского п-ова (участок от Анапы до западной части лимана Бугазского)

1—биоценозы Donax julianae и Diogenes, 2—биоценоз Venus gallina+Mactra subtruncata, 3—биоценоз Venus gallina+Meretrix rudis, 4—биоценоз Gouldia minima+Divaricella divaricata, 5—биоценоз Venus gallina+Tapes, 6—биоценоз Modiola adriatica

группы: а) обитающие на песчаных грунтах (биоценозы с первого по пятый) и б) обитающие на ракушечных грунтах (биоценозы с шестого по восьмой), внутри каждой группы наблюдается приуроченность отдельных биоценозов к определенным глубинам.

Сравним карты биоценозов рыхлых грунтов двух участков черноморской части подводного склона Таманского п-ова: 1) от Анапы до западной части Бугазского лимана (рис. 2) и 2) от оз. Соленого до Керченского пролива (рис. 3).

Первый участок (рис. 2) характеризуется господством биоценозов песчаных грунтов и их поясным распределением. Вдоль берега на глубине до 5 *м* на среднезернистом песке обитают биоценозы Donax julianae и Diogenes; на глубине от 5 до 15—17 *м* на заиленном песке располагается биоценоз Venus gallina+Mactra subtruncata; на глубине от 15—17 до 20—25 *м* на заиленном песке с примесью ракуши — био-

ценоз Venus gallina+Meretrix rudis. Глубже 20—25 *м* биоценозы, обитающие на песчаном субстрате, вытесняются моллюсками, обитающими на заиленной ракуше (биоценоз Modiola adriatica). Четкая стратификация биоценозов и грунтов нарушается в районе банки Марии Магдалины. Здесь расположены два пятна биоценозов: Gouldia minima+Divaricella divaricata и Venus gallina+Tapes. Они обитают на детритусовом песке и ракуше на глубине от 10—12 до 17—20 *м*.

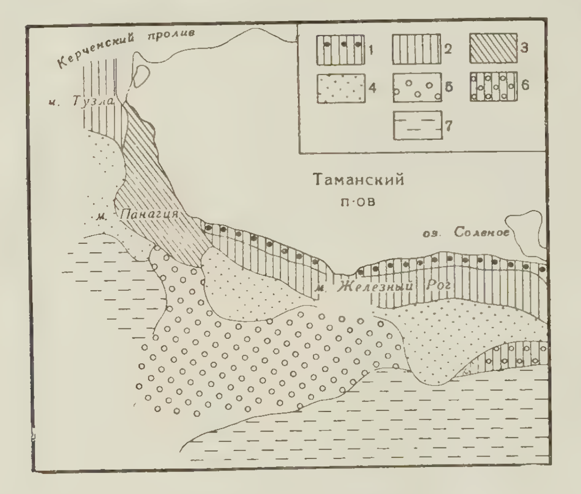


Рис. 3. Карта биоценозов рыхлых грунтов подводного склона Таманского п-ова (участок от меридиана оз. Соленого до Керченского пролива)

1—биоценозы Donax julianae и Diogenes, 2—биоценоз Venus gallina+Diogenes, 3—биоценоз фолад, 4—биоценоз Venus gallina+Tapes, 5—биоценоз Gouldia minima+Divaricella divaricata, 6—биоценоз Venus gallina+Meretrix rudis, 7—биоценоз Modiola adriatica

Второй участок (см. рис. 3) характеризуется господством биоценозов, обитающих на ракушечном грунте, и их мозаичным распределением. Центральное место на карте занимают биоценозы Gouldia minima+Divaricella divaricata и Venus gallina+Tapes. Они обитают на детритовом песке и ракуше на глубине от 10—12 до 17—20 *м*. На глубине более 20—25 *м* на заиленной ракуше, располагается биоценоз Modiola adriatica. Вдоль берега, от оз. Соленого до мыса Железный рог и от мыса Железный рог до мыса Панагия на глубине до 5 *м* на среднезернистом песке обитают биоценозы Donax julianae и Diogenes; на глубине от 5 до 10—12 *м* на заиленном песке с примесью ракуши — биоценоз Venus gallina+Diogenes; последний в аналогичных условиях наблюдается у западной оконечности Таманского п-ова. Участок прибрежья от мыса Панагия до мыса Тузла занят биоценозом моллюсков-камнеточцев (фолад) на выходах коренных глин на глубине до 10—15 *м*. Биоценоз Venus gallina+Meretrix rudis на заиленном песке с примесью ракуши на глубине от 15—17 до 20—25 *м* вклинивается в восточную часть карты из соседнего района.

Анализ распределения биоценозов рыхлых грунтов на черноморской части подводного склона Таманского п-ова позволяет прийти к следующим выводам.

1. Подводный склон делится на два участка: от Анапы до оз. Соленого и от оз. Соленого до Керченского пролива. Первый из них характеризуется господством биоценозов, обитающих на песчаном грунте, и их поясным распределением; второй — господством биоценозов, обитающих на ракушечном грунте, и их мозаичным распределением.

2. Поясное распределение биоценозов на участке от Анапы до оз. Соленого обусловлено двумя причинами: 1) однородностью геолого-геоморфологического строения местности, что находит свое выражение в господстве песчаных отложений и 2) постепенным угасанием гидродинамических процессов с глубиной.

Высокая активность волновой деятельности на глубине до 5 *м* обусловливает наличие пояса чистых среднезернистых песков, занятого биоценозами Donax julianae и Diogenes. Ослабление гидродинамических процессов на глубине до 15—17 *м* приводит к заиливанию песков и

формированию биоценоза Venus gallina+Mactra subtruncata. С увеличением глубины условия обитания животных становятся все более благоприятными, повышается продуктивность биоценозов, в результате створки отмерших моллюсков начинают играть роль осадкообразователей. Так создаются условия для формирования новых биоценозов: на глубине от 15—17 до 20—25 *м* на заиленных песках с примесью ракуши развивается биоценоз Venus gallina+Meretrix rudis, на глубине более 20—25 *м* на заиленной ракуше — биоценоз Modiola adriatica.

3. Мозаичное распределение биоценозов на участке от оз. Соленого до Керченского пролива и у банки Марии Магдалины обусловлено неоднородностью геолого-геоморфологического строения местности, что выражается в наличии многочисленных обнажений коренных пород.

Районы банок характеризуются развитием маломощного покрова рыхлых осадков, представленных преимущественно ракушей и детритовым песком. Здесь на глубине от 10 до 20 *м* обитают биоценозы Gouldia minima+Divaricella divaricata (в непосредственной близости от банок) и Venus gallina+Tapes (на границе банок и песчаных осадков).

4. Изучение (по литературным источникам) географического распределения биоценозов рыхлых грунтов подводного склона Таманского п-ова вдоль советских берегов Черного моря показывает, что наибольшее число группировок бентоса, аналогичных описанным нами, располагается вдоль берегов Южного Крыма и Кавказа (вплоть до южных берегов Восточной части Черного моря). Это наблюдение согласуется с выводом Л. И. Якубовой (1935), выделявшей восточную половину моря в качестве особого зоогеографического района.

ЛИТЕРАТУРА

Арнольди Л. В., 1939. О некотоырх группировках зообентоса в бухтах Черного моря, Природа, № 2.—1941. Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 2.—1949. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II Каркинитский залив, Тр. Севастопольск. биол. ст., т. VII.

Бекман М. Ю., 1952. Материал для количественной характеристики донной фауны Черного моря у Карадага, Тр. Карадагск. биол. ст. АН УССР, вып. 12.

Загоровский Н., Рубинштейн Д., 1916. Материалы к системе биоценозов Одесского залива, Зап. Импер. о-ва сельск. х-ва Южной России, т. 86, вып. 1.

Зернов С. А., 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря, Зап. Импер. Акад. наук, сер. физ.-мат., т. XXXII, № 1, СПб.

Нессис К. Н., 1957. Донные биоценозы Керченского пролива, Сб. работ студ. научн. о-ва секц. ихтиол., М.

Никитин В. Н., 1934. Гудаутская устричная банка. Тр. научн. рыбо-хоз. и биол. ст. Грузии, 1, 1.— 1948. Биоценотические группировки и количественное распределение донной фауны в восточной части южного берега Черного моря, Тр. Севастопольск. биол. ст. АН СССР, т. VI.— 1951. К вопросу об изучении камнеточцев в Черном море, Докл. АН СССР, т. XXX, № 3.

Якубова Л. И., 1935. К районированию Черного моря на основе состава фауны бентоса и его распределения у берегов Черного моря, Докл. АН СССР, т. 1, № 4.

LOOSE GROUND BIOCOENOSES IN THE BLACK SEA PART OF THE TAMAN PENINSULA SUBMERGED SLOPE

K. M. PETROV

Laboratory of Airmethods of the USSR Academy of Sciences (Leningrad)

Summary

The results of studying biocoenoses in loose grounds of the Black Sea part of the Taman peninsula slope are presented.

Nine biocoenoses are distinguished. In their characteristics are taken into consideration the animals which form the core of the biocoenose, characteristic species and species of minor importance; population density and biomass per 1 m^2, conditions of dwelling (grounds and depths).

Maps of biocoenoses are set up. Regularities of biocoenose distribution are described, they are shown to be restricted to certain grounds and depths.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 3

К ИЗУЧЕНИЮ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ПОЧВ АРКТИЧЕСКИХ ТУНДР ЯКУТИИ

Ю. И. ЧЕРНОВ

Кафедра зоологии Московского областного педагогического института

В июне-июле 1959 г. нам удалось собрать материал по почвообитающим беспозвоночным на восточном побережье Анабарского залива в районе мыса Хорго (непосредственно у выхода в море Лаптевых).

Животное население почв тундровой зоны изучено плохо. Данные по арктическим тундрам СССР ограничиваются указаниями общего характера Б. А. Тихомирова (1937, 1959) и рядом отрывочных сведений в некоторых фаунистических статьях. Работы по животному населению почв арктических тундр Америки нам также неизвестны.

За помощь в систематической обработке материала автор приносит искреннюю благодарность В. С. Говорухину (растения), Е. Н. Савченко (Tipulidae), Т. С. Перель (Lumbricidae), Н. П. Кривошеиной (разные группы Diptera).

ЛАНДШАФТНО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Северная часть восточного побережья Анабарской губы представляет собой платообразную плоскохолмистую равнину. Структура основного ландшафта очень проста. Он образован чередованием участков плакора с термокарстовыми впадинами и оврагами.

Плакоры заняты пушицево-моховой тундрой с очень слабой мощностью деятельного слоя: горизонт A_0 часто непосредственно подстилается мерзлым грунтом (тяжелые глины, местами со щебнем). На склонах оврагов и впадин, для которых характерны мелкие бугры-байджарахи, развита луговинная тундра с хорошо выраженными дерново-луговыми почвами. Водораздел на больших территориях лишен болот и озер. Осоково-пушицевые болота и озера приурочены исключительно к низинным прибрежным депрессиям рельефа (лайдовые террасы). На верхних террасах развиты не занимающие здесь больших территорий дерновинные тундры.

Климат побережья моря Лаптевых достигает значительной степени континентальности по сравнению с западными секторами Арктики и Субарктики. Для нас особенно важно то обстоятельство, что климат субарктических и арктических районов центральной Сибири «...слагается преимущественно под действием радиационных факторов» (Алисов, 1956) и в создании температурного режима основным фактором является баланс подстилающей поверхности, тогда как в европейском секторе основное значение имеют адвективные влияния.

ОБЪЕМ МАТЕРИАЛА И МЕТОДИКА

Всего взято 129 проб размером 25×25 *см* (1/16 $м^2$) методом ручной разборки с учетом всего мезонаселения, кроме клещей и нематод. Пробы разбирали в помещении, куда их приносили в виде цельного куска, завернутого в клеенку.

Биомасса коллембол и энхитреид определялась путем умножения соответствующего числа экземпляров на средний вес одной особи, который определялся после многократного взвешивания 500 экз. из разных проб. Биомасса остальных групп — непосредственным взвешиванием из каждой пробы.

Задачей нашего исследования мы ставили выявить основные доминантные группы и установить некоторые общие закономерности распределения группировок животного

населения по основным типам тундровых почв без детализации до мелких разностей тундр.

Основное внимание было уделено типам тундр (с точки зрения биогеоценологии — это группы сходных типов биогеоценозов), занимающим в исследованном районе большие территории: пушицево-моховая тундра на плакоре, болота лайдовых террас (мочажины), дерновинная тундра на терассах, луговинная тундра на склонах. Кроме того, мы обследовали ряд типов биогеоценозов, входящих как необходимый составной элемент вместе с биогеоценозами указанных групп в наиболее распространенные в районе исследования биогеоценотические комплексы,— торфяные бугры мочажинного комплекса лайд, тундровые блюдца на плакоре и др.

ГРУППИРОВКИ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ПОЧВЫ И ДЕРНИНЫ ИССЛЕДОВАННЫХ РАЗНОСТЕЙ ТУНДР

1. Пушицево-моховая тундра на плакоре представляет для нас особый интерес, так как с плакорными условиями связаны собственно зональные почвы, группировки растительности и животного населения.

В моховом покрове в большинстве случаев доминирует Dicranum elongatum, который часто развивается на угнетенных политриховых мхах. Обильны Cetraria cucullata, Polytrichum strictum, Campthotecium trichoides. Peltigera aphithosa, Aulacomnium turgidum Из лишайников обычна Cladonia amaurocrea. Характерна мозаичность растительного покрова (Тихомиров, 1956). Постоянно присутствуют в дернине обычно слабо вегетирующие и не цветущие Saxifraga cernua, S. punctata, Salix herbacea, Deschampsia arctica, Senecio sp., Polygonum viviparum.

Мощность моховой дернины 5—6 *см*. Заболачивания не происходит, наоборот, наблюдается сильное обсыхание дернины к концу лета. Характерно очень высокое стояние вечной мерзлоты, что в значительной мере связано с сильным теплоизолирующим действием дернины. В 1959 г. минеральный грунт с проникающими в него корнями пушицы местами не оттаивал вовсе до начала августа, так что мощность деятельного слоя ограничивалась дерниной с подстилающим ее тонким рыхлым, местами исчезающим перегнойно-торфяным слоем. Таким образом, на плакоре в большинстве случаев мы имеем дело только с горизонтом A_0. Минеральный грунт здесь по существу необитаем.

Все пробы брали на наиболее ровных, удаленных от склонов участках, где в растительном покрове менее всего заметна роль разнотравья и кустарничков. Эти участки можно обозначить как собственно плакорные.

По существу на плакоре количественно обследован один тип биогеоценоза, территориально соответствующий одной фации по Н. А. Солнцеву (1949).

Таблица 1

Количественная характеристика животного населения дернины собственно плакорных участков (16 проб по 1/16 м²)

Группы животных	Колич. экз. на 1 м²	Встречаемость в % в пробах по 1/16 м²	Масса в мг на 1 м²
Enchytraeidae	226	100	430
Diptera Brachycera (larvae, pupae)	19	88	140
Collembola	890	100	Около 130 (вместе)
Araneina	10	18,7	
Staphylinidae imagines	7	25	

Из двукрылых (табл. 1) встречаются в основном личинки и ложнококоны (пустые не учитывались) Muscidae, Empididae.

Видовой состав коллембол и энхитреид, как можно судить по предварительной обработке материала, также отличается однообразием. Характерно равномерное распределение общей биомассы, колеблющейся по разным пробам лишь в небольших пределах. Мозаичность, которая несомненно свойственна и животному населению, можно проследить, по-видимому, только при более детальной систематической обработке.

Заметное увеличение биомассы наблюдается по мере приближения к склонам. В растительном покрове вблизи склонов велика роль Salix herbacea, камнеломок (Saxifraga cernua, S. punctata) и злаков, увеличивается мощность деятельного слоя, появляется сплошной слой торфяно-перегнойной почвы. Кроме увеличения общей биомассы, наблюдается также обогащение систематического состава группировки почвообитающих животных. Здесь встречаются единичные экземпляры карабиид, ликориид и дождевых червей.

Большие изменения в состав животного населения дернины вносят зимние ходы леммингов. В местах их обилия резко увеличивается чис-

ленность коллембол и энхитреид. Увеличивается также разнообразие систематического состава этих групп.

Как видно из вышеизложенного, при чрезвычайно низкой численности на единицу площади плотность заселения деятельного слоя на плакорах, учитывая его крайне малую мощность, оказывается довольно высокой. На эту характерную черту указывает И. В. Стебаев (1959), который считает, что плотность заселения деятельного слоя в тундровых почвах не ниже, чем в таежных.

2. Луговинная тундра по склонам оврагов и впадин. Характерным элементом склонов являются мелкие бугры-байджарахи. Усиливая дренаж и прогрев грунта и тем самым увеличивая мощность деятельного слоя, байджарахи в значительной степени способствуют развитию на склонах дерново-луговых почв, обнаруживающих ряд резких отличий от основных типов зональных тундровых почв (Ливеровский, 1937).

В растительном покрове характерно слабое развитие дернинообразующих мхов, что также способствует прогреву и аэрации почвы. Основу дерновины образует Deschampsia arctica. Местами сплошной напочвенный покров образует мох Bryum sp. Повсеместно обильны: Oxyria digyna, Cerastium sp., Salix herbacea, Pedicularis sp. sp., Saxifraga cernua, S. punctata, Polygonum viviparum, Stellaria sp.

Все пробы брали на участках, где в наибольшей степени выражена луговинная тундра: достаточное задернение, характерный флористический состав и т. д. (табл. 2).

Таблица 2

Количественная характеристика животного населения почвы луговинной тундры (16 проб)

Группы животных	Колич. экз. на 1 $м^2$	Встречаемость в % в пробах по 1/16 $м^2$	Масса в мг на 1 $м^2$	Группы животных	Колич. экз. на 1 $м^2$	Встречаемость в % в пробах по 1/16 $м^2$	Масса в мг на 1 $м^2$
Eisenia nordenskiöldi	68	83	20000	Chrysomela sp. (larvae, pupae)	4	12,5	Около 200
Enchytraeidae	1360	100	2594	Araneina	6	18,7	
Tipula (larvae)	5	15,6	750	Staphylinidae	3	12,5	
Diptera Brachycera (larvae, pupae)	34	87,5	560	Carabidae	4	25	
Collembola	3180	100	130	Fungivoridae (larvae)	+*		
Lycoriidae (larvae)	67	50	80	Tenthredinidae (pupae)	+		
				Curculionidae (pupae)	+		

* + встречены только при фаунистических сборах.

Как видно из таблицы, основу биомассы в группировке животного населения луговинной тундры на склонах образует Eisenia nordenskiöldi Eisen.— широко распространенный вид дождевых червей. Как указывает И. И. Малевич (1959), этот вид преобладает по численности над другими видами люмбрицид на большей части огромной территории Сибири. Обычен он также во многих районах лесной зоны и в лесных массивах лесостепной и степной зон Европейской части СССР (Перель, 1959). Этот вид обнаружен нами также в тундрах Югорского п-ова.

Из типулид в дерново-луговых почвах встречены крупные личинки Tipula серо-зеленого цвета, вероятно, принадлежащие к одному виду.

Из группы Diptera Brachycera встречены личинки и ложнококоны Empididae и круглошовных мух, судя по приуроченности имаго, в подавляющем большинстве Muscidae. Около нор леммингов часто встречались (общие сборы) личинки и коконы Boreellus atriceps Zett. и Triceratopyga calliphoroides Rhod. (Calliphoridae), реже — личинки Cordiluridae. Ликорииды обитают почти исключительно в прослойках ископаемого торфа, иногда залегающих на значительной (свыше 50 *см*) глубине.

Основная масса коллембол сосредоточена в поверхностном, дерновом слое, их численность заметно повышается на участке со сплошным покровом из мха Bryum sp., хорошо сохраняющим влагу. Численность энхитреид очень сильно колеблется в зависимости от увлажнения: от единичных экземпляров до 500 на $^1/_{16}$ *м*^{2}.

В конце лета, в связи с сильным обсыханием поверхностного слоя, наблюдается миграция основной массы животного населения в нижние слои почвы, до глубины 50 *см*.

Интересно, что по мере продвижения от моря в глубь тундры уже через 3—5 *км* заметны существенные изменения в растительном покрове, почвах и животном населении: на участках луговинных тундр начинают встречаться кустарниковые ивы, в травостое местами первостепенную роль играет Polemonium sp., которая совсем не встречается на берегу моря, ниже уровень мерзлого грунта; численность беспозвоночных не менее, чем в два раза выше по сравнению с участками, расположенными непосредственно на берегу моря. Местами на южных склонах численность дождевых червей достигала 30, а энхитреид — 600 особей на $^1/_{16}$ *м*^{2}. Это, вероятно, объясняется сильным охлаждением почвы на прибрежных участках, холодными массами воздуха и туманами, постоянно задуваемыми с моря, покрытого льдом до конца июля.

Таблица 3

Количественная характеристика животного населения одного из типов мочажин (16 проб)

Группы животных	Колич. экз. на 1 *м*^{2}	Встречаемость в % в пробах по 1/16 *м*^{2}	Масса в *мг* на 1 *м*^{2}
Tipulidae (larvae, pupae)	58	72	8410
Enchytraeidae	137	100	4380
Diptera, Brachycera (larvae, pupae)	14	43,7	180
Collembola	150	80	Около 200
Limoniidae (larvae)	10	25	
Staphylinidae (imagines)	7	37,5	
Carabidae (imagines)	4	25	
Araneina	3	18,7	
Gammaridae	3	12,5	

3. Мочажины мочажинного комплекса лайд. В наиболее типичном случае дернина, образованная зелеными мхами, переплетенными корнями и стеблями пушицы и осок, лежит непосредственно на мерзлом грунте или отделена от него тонким слоем полужидкого торфа. Вода не заливает верхний уровень дернины, мощность которой 5—8 *см*. Этот тип мочажин, как нам кажется, в наиболее полном виде отражает характерные черты собственно болотных биогеоценозов лайдовых террас. Результаты учетов в этом типе представлены в табл. 3.

Из типулид встречаются в основном представители рода Prionocera, из которого здесь обнаружены два вида (по имаго): P. lapponica Tjod. и P. serricornis Zett. Следует особо подчеркнуть, что большинство проб взято до массового вылета имаго типулид (начало 23 июня), после которого численность их личинок резко снизилась до единичных экземпляров, так что в данном случае личинки типулид являются флюктуирующими доминантами. Возможно, что такие массовые выплоды типулид бывают не каждый год.

Вторая группа, образующая вместе с личинками типулид основу биомассы,— гидрофильные формы Enchytraeidae, причем, как видно по показателю массы, последние гораздо более крупных размеров, чем обычные мезофильные формы, от которых они отличаются, кроме того, темной окраской.

Из двукрылых встречались личинки Dolichopodidae, Ephydridae, Rhagionidae (табл. 3).

Животное население тех мочажин, где уровень воды выше верхнего края дернины, сильно обеднено. Встречаются те же группы, но в небольшом числе. Однако местами, где нарушается целостность дернины и появляется заиление грунта, биомасса резко возрастает за счет типичных бентосных и других водных форм (Gammarus sp., Chironomidae, Oligochaeta). Такую же смену доминирующих групп можно

наблюдать при постепенном переходе мочажины в мелководье озерка.

Очень бедно животное население сильно просыхающих в конце лета мочажин с развитыми глеево-болотными почвами на песчано-илистых наносах. Дерновина очень плотная. В растительном покрове, кроме пушицы, обильны злаки, ивы, камнеломки и др.; роль мхов невелика. Оплывание по всей толще почвы. Сильно понижена аэрация. Здесь встречаются лишь единичные экземпляры коллембол и энхитреид (до нескольких десятков на 1 *м*²). Площадь, занимаемая этим типом мочажин, довольно значительна.

4. Дерновинные тундры на террасах. Наиболее существенная черта дерновинных тундр на галечниках террас — исключительно богатый флористический состав растительности. В сезонном развитии характерна смена аспектов, что вообще мало свойственно тундровым растительным сообществам.

Обилие цветущих растений и защищенность от ветра способствуют концентрации здесь также основной массы аэробия и антобия. Как увидим ниже, участки дерновинных тундр на террасах отличаются вообще наиболее разнообразным систематическим составом группировок животного населения.

Мы выделили три типа биогеоценозов, которые характеризуются прежде всего различной степенью увлажнения (табл. 4).

Таблица 4

Группировки животного населения дерновинной тундры на галечниках террас (количество экземпляров на 1 м²)

Группы животных	Слабозадерненные галечники	Участки с мезофитными группировками растительности и сплошным почвенным покровом	Переувлажненные участки (дернина из Aulacomnium turgidum)
Eisenia nordenskiöldi	3	116	3
Enchytraeidae	160	3480	1760+
Collembola	19	5310	800
Tipulidae (larvae)	+*	47	7
Diptera Brachycera (larvae, pupae)	5	61	15
Carabidae (larvae, imagines)	5	12	+
Tenthredinidae (pupae)	15	3	
Lycoriidae (larvae)		+	
Staphylinidae (imagines)	3	23	+
Silphidae (larvae)		2	
Chrysomela sp. (larvae)	+	4	
Araneina	+	5	10
Fungivoridae (larvae)		11	
Limoniidae (larvae)			5
Saldidae sp. (imago)	+	+	
Масса в *мг* на 1 *м*²	1400	41200	8100

* + большая часть — крупные гидрофильные формы.

А. Слабозадерненные галечники. В растительном покрове велика роль кустарничков Dryas punctata и Salix herbacea, которые обычно образуют плотные куртины. Характерны Astragalus alpinus, Hedysarum sp., Astragalus sp., Saxifraga oppositifolia, Alopecurus alpinus.

С отсутствием сплошного задернения связаны сильные колебания численности животных по микроучасткам. Как видно из таблицы, эта группировка представляет собой обедненный вариант группировки луговинной тундры. Наиболее характерные особенности — низкая численность коллембол и обилие коконов пилильщиков. Как показали качественные сборы, фаунистический состав довольно разнообразен.

Б. Участки с мезофитными группировками растительности на илистых наносах. В растительном покрове — сочета-

ние кустарничков, злакового задернения, обильного разнотравья и мхов (Aulacomnium turgidum и др.). Флористический состав отличается исключительным богатством.

Как видно из табл. 4, для животного населения характерна очень высокая плотность заселения почвенного слоя, мощность которого не превышает 5 *см*. Фаунистической состав этой группировки животного населения, основную роль в которой играют типичные почвенные мезофильные формы, отличается наибольшим богатством и разнообразием. Интересно, что И. В. Стебаев также отмечает большое разнообразие систематического состава животного населения дерновинной (кустарничковой) тундры в районе Салехарда.

В. На участках террас с сильным переувлажнением (за счет медленного таяния в течение всего лета расположенных выше по склону залежей снега) развивается мощная дернина из бурно вегетирующего мха Aulacomnium turgidum, сочетающаяся с кустарничками и богатым разнотравьем.

Наиболее существенная особенность животного населения — присутствие в его составе как типично почвенных форм (дождевые черви, личинки типулид рода Tipula и другие), так и гидрофильных форм, характерных для болот (гидрофильные Enchytraeidae, Limoniidae).

5. Тундровые блюдца. Эти своеобразные образования диаметром 4—5 *м*, термокарстового происхождения, довольно часто встречаются на водоразделе. Основу пропитанной водой дернины образует мох Calliergon giganteum. Моховая дернина пронизана корнями Eriophorum Scheuchzeri. В центре иногда проступает вода. В дернине встречены три группы животных: Enchytraeidae (крупные гидрофильные формы), Gammarus и Araneina. Общая биомасса довольно велика. Доминируют энхитреиды: около 1000 особей на 1 $м^2$ (17000 *мг*). Численность гаммаруса — 50, пауков — около 20 экз. на 1 $м^2$.

6. Злаково-пушицевые лужайки, развивающиеся на галечниках лайдовой террасы, представляют, по-видимому, первые стадии ее заболачивания. Рыхлая, небольшой мощности дернина, образованная бурно вегетирующими по всей ее толще зелеными мхами, злаками и осоками, отделена от галечника тонким слоем в значительной степени минерализованного торфа.

Наиболее характерная особенность животного населения — очень высокая биомасса на единицу площади. Качественный состав сходен с систематическим составом группировок мочажин развитых лайдовых болот. Приводим состав одной пробы (количество экземпляров на $^1/_{16}$ $м^2$): Enchytraeidae — 480 (половина из них — крупные гидрофильные формы), Collembola – 850, Staphylinidae — 12, Diptera, Cyclorrapha — 13, Tipulidae — 6, Limoniidae — 2, Araneina — 1. Общий вес — 14420 *мг* на $^1/_{16}$ $м^2$.

7. Торфяные бугры мочажинного комплекса лайд. Наибольшее значение в образовании толщи бугра имеет мох Dicranum elongatum.

В качественном составе и количественных характеристиках животного населения наблюдаются сильные колебания в зависимости от возраста бугра, от мощности перегнойного горизонта. Доминируют по численности коллемболы и энхитреиды (до 200 экз. на 1 $м^2$). Единично встречаются личинки жужелиц, мух и пауки. Наиболее характерно обилие коконов двукрылых: местами наблюдаются настоящие скопления пустых ложнококонов, видимо, накапливающихся в течение нескольких лет. Очевидно, в мочажинном комплексе торфяные бугры служат местом окукливания ряда видов, личинки которых обитают в переувлажненной и медленнее оттаивающей дернине. Так, в торфяных буграх найдено несколько коконов интересного вида сирфид Conosyrphus tolli Frey, личинки которого обладают длинной дыхательной

трубкой, что указывает на их обитание в воде или переувлажненной дернине.

8. Вершины высоких бугров. Характерно быстрое стаивание (уже в начале мая) тонкого слоя снега. Маломощный снеговой покров обусловливает сильное промерзание зимой, которое сменяется особенно сильным обсыханием летом. В растительном покрове основную роль играет дриада.

Животное население очень бедно: единичные экземпляры коллембол, а в полостях щебнистого грунта — карабиды (Amara alpina F., Platysma sp. sp.). Бедность животного населения таких участков подчеркивает также И. В. Стебаев (1959).

ВЫВОДЫ

1. Группировки животного населения почв и дернины основных типов тундр в исследованном районе резко отличаются друг от друга по набору форм, образующих основу биомассы данной группировки.

2. Собственно почвенное животное население развито в луговинной и дерновинной тундрах, тогда как на плакоре и болотах, где мы имеем дело лишь с горизонтом A_0, типичные почвенные формы играют небольшую роль.

3. При отсутствии собственно почвенного слоя переувлажнение ведет к повышению биомассы за счет гигро- и гидрофильных форм, а при наличии развитых почв — к сильному обеднению количественного и качественного состава группировки.

4. При сравнении количественной характеристики животного населения почв и дернины в исследованном районе с данными И. В. Стебаева по южным типам тундр окрестностей Салехарда обнаруживается, что для анабарских тундр при значительной бедности систематического состава характерна более высокая общая биомасса. Объяснение этому нужно, по-видимому, искать в большей континентальности климата этого раойна.

Важную роль играет также рельеф, который в каждом из этих районов имеет ряд характерных черт. В анабарских тундрах большое влияние на процессы почвообразования и генезис группировок растительности и животного населения оказывают бугры-байджарахи.

5. На примере животного населения почв и дернины анабарских тундр можно заключить, что уменьшение общей биомассы и численности животных по мере продвижения на север происходит в основном за счет плакоров, тогда как на участках, для которых характерны почвы и растительность интразонального (в широком смысле) характера, биомасса животных может удерживаться на довольно высоком уровне до самых северных пределов тундровой зоны.

ЛИТЕРАТУРА

Алисов В. П., 1956. Климат СССР, Изд. Моск. ун-та.
Ливеровская Ю. А., 1937. Почвы тундрово-болотной полосы, Изд-во АН СССР.
Малевич И. И., 1959. К изучению распространения дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в СССР, Уч. зап. Моск. пед. ин-та им. В. П. Потемкина, т. CIV.
Перель Т. С., 1959. Дождевые черви как показатели почвенных условий в лесонасаждениях, Автореф. дис., М.
Солнцев Н. А., 1949. О морфологии природного географического ландшафта, Вопр. геогр., Сб. 16.
Стебаев И. В., 1959. Почвенные беспозвоночные салехардских тундр и изменение их группировок под влиянием земледелия, Зоол. ж., т. XXXIII, вып. 10.
Тихомиров Б. А., 1937. Об условиях обитания дождевых червей в тундровых почвах, Природа, № 5.—1956. Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики, Сб. «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения», АН СССР, 1959. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры, изд-во АН СССР.

ON STUDYING ANIMAL SOIL-DWELLERS IN THE ARCTIC TUNDRA OF YAKUTIA

Yu. I. CHERNOV

Department of Zoology, Moscow Regional Pedagogical Institute

Summary

In arctic Anabara tundra the main mass of the animal dwellers of the sod in moss cotton grass tundra on plain water-sheds is formed by Enchytraeidae (224 specimens, 430 *mg* per 1 m^2). Collembola (890 spec.), Diptera (19 spec., 140 *mg*); Araneina and Staphylinidae occur more seldom.

The main biomass of animal dwellers in sod-meadow soil of meadow tundra on the slopes is formed by Eisenia nordenckiöldi Eisen. (Lumbricidae): 68 spec., 20,000 *mg* per 1 m^2 Collembola and Enchytraeidae prevail by population (3180 and 1360 specimens, respectively).

In the marsh sod hydrophilous forms of Enchytraeidae and Prionocera (Diptera, Tipulidae) are prevailing.

Sod tundra on the terraces is characterized by the greatest diversity of systematic composition of animal dwellers.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 3

СИСТЕМАТИКА И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ РОДА FREDERICELLA (BRYOZOA, PHYLACTOLAEMATA)

Г. Г. АБРИКОСОВ

Кафедра зоологии беспозвоночных Московского государственного университета

Род Fredericella, описанный Жервэ (Gervais) в 1838 г.,— наиболее примитивный из всего класса настоящих пресноводных мшанок[1], выделяемый даже в особое семейство. Примитивность эта заключается в том, что у представителей данного рода нет ряда признаков, характерных для класса: сложного подковообразного лофофора с большим количеством щупалец и настоящих плавающих статобластов (флотобластов и спинобластов). Лофофор у них простой, и щупальца расположены по кругу или овалу (по этому признаку вышеупомянутый род даже сходен с представителями класса Gymnolaemata), статобласты имеют вид простых почек и свободно лежат в трубках колоний (рис. 1), такие статобласты Дю Буа-Раймонд-Маркус (E. Du Bois-Reymond-Marcus, 1946) предложила даже выделить в особую группу — пайптобласты.

Видовая и внутривидовая систематика этого рода, как и вообще настоящих пресноводных мшанок, разработана очень слабо, главным образом потому, что настоящих критериев для выделения видов и низших систематических категорий нет. В связи с этим, с одной стороны, описано много различных «видов», главным образом на основании формы колоний (более или менее густые, разветвленные или массивные и т. д.), так, например, в одной Северной Америке было описано три особых «вида» (regina Leidy, pulcherrima Hyatt и walcotti Hyatt), являющихся безусловно синонимами основного вида,— F. sultana (Blumenb.) (Davenport, 1904).

С другой стороны, у ряда исследователей имеется тенденция совершенно отказаться от видовых различий в этом роде и свести все описанные из разных мест виды в один — F. sultana или в лучшем случае два (F. sultana и F. australiensis), имеющих якобы всесветное распространение. Безусловно, оба эти подхода неправильны. В данной статье я хочу наметить путь к правильному разрешению этого вопроса.

Что можно считать критерием видов и низших систематических категорий у настоящих пресноводных мшанок? Конечно, не форму колоний и отдельных трубочек, которая сильно зависит от тех условий, в которых развивается и живет колония (движение воды, субстрат, возможно, химизм воды и пр.).

Как я показал (Абрикосов, 1959), хорошим родовым признаком, отражающим и эволюционное развитие родов, является строение стато-

[1] Под названием «настоящие пресноводные мшанки» я имею в виду представителей класса Phylactolaemata, охватывающего исключительно пресноводные формы.

бластов. В данном случае статобласты тоже хороший критерий, но не их строение, а размеры и форма (длина, ширина, их соотношение).

На основании просмотра большого материала из различных мест СССР, а также литературных данных, по-моему, можно считать безусловно хорошими видами, кроме F. sultana, F. indica Annandale, 1909, F. australiensis Goddard, 1909 и F. lepnevae Abricossov, 1927, остальные описанные формы — их синонимы или видоизменения.

В последнее время описаны две новые формы: browni из Северной Америки (Rogick, 1945) и crenulata из Бразилии (Дю Буа-Раймонд-

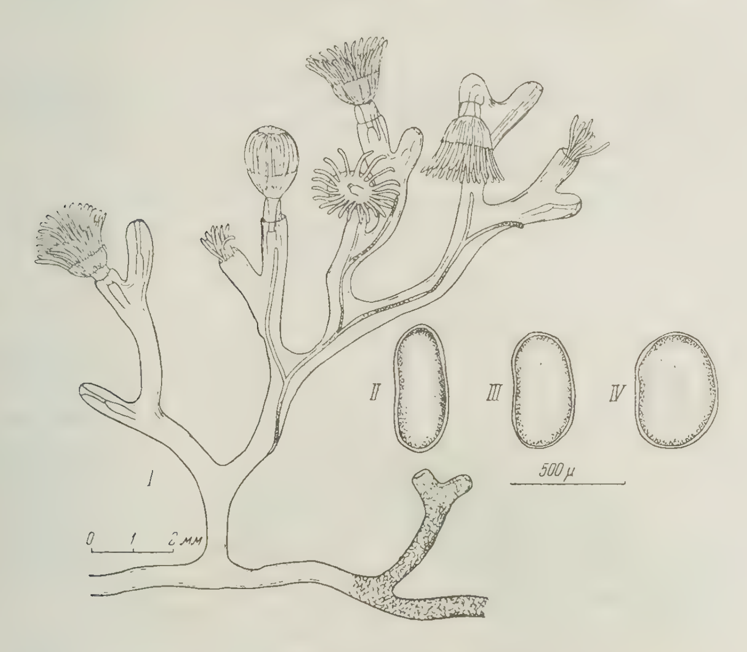


Рис. 1. Fredericella sultana (Blum.)
I—отдельная веточка колонии: *II—IV*—пайптобласты (различной формы) (по Пренан и Бобин, 1956)

Маркус, 1946), причем Роджик отнесла свою новую форму, найденную в штате Вайоминг (США), к австралийскому виду F. australiensis. К этому же виду она причислила подвид F. sultana transcaucasica, описанный мной (Абрикосов, 1927) из Закавказья.

Дю Буа-Раймонд-Маркус (1953, 1955) указывает форму Роджик в оз. Титикака (Южная Америка), причем дает то же название, т. е. F. australiensis v. browni.

Вполне соглашаясь с указанными авторами, что v. browni — действительно особая форма (см. ниже), я не могу согласиться, что она относится к F. australiensis, а также с тем, что к этому виду относится и моя закавказская форма.

Роджик основывается главным образом на форме статобластов. В данном случае этот признак применяется недостаточно основательно. Годдард (E. Goddard, 1909), описавший F. australiensis, не дает, как и другие авторы того времени, измерения статобластов, а приводит только их рисунки, без указания увеличения, что не позволяет провести точное сравнение. По всем же другим признакам var. browni достаточно резко отличается от F. australiensis (табл. 1).

Таблица 1

Сравнение некоторых признаков var. browni и F. australiensis (по Роджик)

Признак	Var. browni	F. australiensis
Размеры поперечного сечения лофофора	0,18×0,13 *мм*	0,38×0,23 *мм*
Количество щупалец	24—28	28—30
Форма трубок колоний в поперечном разрезе	Эллиптическая	Треугольная

Поэтому нет, по-моему, никаких оснований рассматривать эту форму как относящуюся к австралийскому виду. Естественно напрашивается предположение — не является ли она видоизменением F. sultana. Разберем этот вопрос (табл. 2).

Из таблицы ясно видно, что var. browni достаточно хорошо отличается от F. sultana как по количеству щупалец, так и по размерам и особенно по форме статобластов. Это последнее отличие особенно ясно видно на профиле размеров статобластов различных представителей рода Fredericella (рис. 2) [2].

Таким образом, связывать var. browni и с F. sultana тоже нет оснований, и необходимо рассматривать эту форму как особый вид — F r e d e r i c e l l a b r o w n i.

Что касается var. crenulata, то, как видно из табл. 2, эта форма ближе к F. browni и поэтому должна рассматриваться как видоизменение этого вида, а не F. sultana, как ее считала Дю Буа-Раймонд-Маркус (см. также профиль).

Остается разобрать еще вопрос об отнесении subsp. transcaucasica к F. australiensis. По Роджик (1945), общим

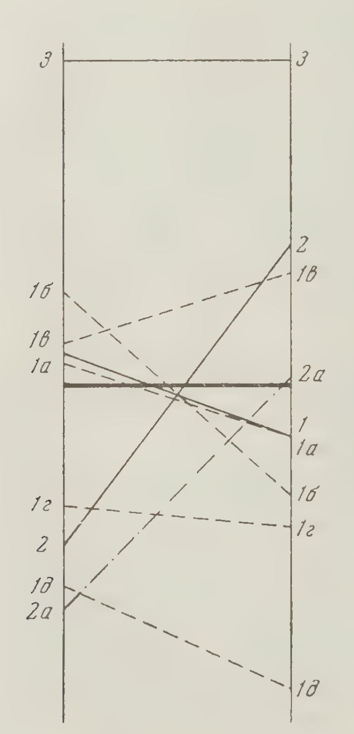


Рис. 2. Профиль размеров статобластов Fredericella sultana, F. browni и F. lepnevae

1—F. sultana—среднее; *1а*—F. sultana typica; *1б*—F. sultana duplesissi; *1в*—F. sultana transcaucasica; *1г*—F. sultana borgi; *д*—F. sultana var. rcgickae; *2*—F. browni, *2а*—F. browni crenulata; *3*—F. lepnevae; жирная линия—средние показатели всего материала (абсолютные цифры см. в табл. 2

их признаком является форма статобластов, но, как было уже указано, точных данных по размерам статобластов F. australiensis нет. Как видно по профилю (рис. 2), статобласты subsp. transcaucasica достаточно хорошо укладываются в изменчивость статобластов F. sultana, тогда как таковые F. browni и F. browni subsp. crenulata резко от них отличаются. Поэтому надо признать, что Роджик неосновательно отнесла

[2] За среднюю линию профиля взяты средние показатели всего материала, на левом конце — длина статобластов, на правом — их ширина. От этой линии отложены в процентах показатели отдельных форм(см. табл. 3). За консультацию по построению профиля приношу сердечную благодарность Н. А. Плохинскому.

Таблица 2

Сравнение некоторых признаков var. browni, Fredericella sultana и var. crenulata

Признак	Var. browni	Fr. sultana	Var. crenulata
Количество шупалец	24—28	20—22	24—26
Средняя длина статобластов в μ	383	466	355
Средняя ширина статобластов в μ	320	272	287
Отношение длины статобластов к их ширине	1,2	1,7	1,2

Таблица 3

Сравнительная таблица статобластов Fredericella sultana (Bl.), browni (Rog.) и lepnevae Abr.

Местонахождение	Средн. длина	% от средн.	Средн. ширина	% от средн.	Отношение длины к ширине	Автор
Fredericella sultana (Bl.)						
Subsp. duplesissi Forel						
Озера Карелии	494	109	255	89	1,9	Абрикосов, 1927
Typica						
Окрестности Москвы	473	104	263	92	1,8	Абрикосов, 1927
Германия	475	105	290	102	1,6	Kraepelin, 1887
Нидерланды	448	99	273	96	1,6	Lacourt, 1949
Бельгия	475	85	290	102	1,6	Lacourt, 1949 a
Франция	450	99	250	88	1,8	Prenant et Bobin, 1956
Окрестности г. Орджоникидзе	456	101	291	102	1,5	Абрикосов, 1927
Оз. Байкал	486	107	271	95	1,8	Абрикосов
Оз. Ханка	445	98	268	94	1,7	»
Япония	460	101	250	88	1,8	Toriumi, 1951
Среднее	466	103	272	95	1,7	
Subsp. transcaucasica Abr.						
Грузия, оз. Мадатапа	470	104	315	111	1,4	Абрикосов, 1927
Subsp. borgi subsp. n.						
Северная Африка	400	88	245	86	1,6	Borg, 1936
Var. rogickae var. n.						
Северная Америка, оз. Эри	366	80	199	70	1,8	Rogick, 1935
Среднее	461	102	271	95	1,7	
Fredericella browni (Rogick)						
США, штат Вайоминг	382	84	316	111	1,2	Rogick, 1945
Южная Америка, оз. Титикака	385	85	325	114	1,18	Du Bois-Reymond-Marcus, 1953, 1955
Среднее	383	84	320	112	1,2	
Subsp. crenulata (Du Bois-Reymond-Marcus)						
Бразилия	355	78	287	101	1,2	То же, 1946
Fredericella lepnevae Abr.						
Телецкое озеро	598	132	374	132	1,6	Абрикосов, 1927а
Общая средняя	453	—	285	—	1,6	

закавказскую форму так же, как и var. browni к F. australiensis. Сделав это, она сразу «превратила» специфический австралийский вид, распространенный, по-видимому, и в Новой Зеландии (Годдард, 1909), в вид со всесветным распространением (Австралия, Закавказье, Северная Америка). Эти неправильные данные Роджик, к сожалению, вошли и в сводку Хаймен (L. Hyman, 1959).

Анализируя общую таблицу размеров и соотношений статобластов (табл. 3), я считаю возможным выделить в особую форму североафриканских представителей F. sultana, найденных Борг (F. Borg) в 1936 г. По отношению длины к ширине статобластов (1,6) форма эта безусловно относится к F. sultana, но по мелким размерам их (табл. 3 и профиль) достаточно хорошо отличается от типичных форм. Этому подвиду я даю название в честь покойного Фолке Борга — subsp. borgi. Возможно, что такое измельчание вызвано обитанием в очень специфических водоемах Северной Африки.

Совершенно другими признаками отличается от F. sultana F. lepnevae — вид, выделенный мной (1927а) по экземплярам из Телецкого озера. Последний характеризуется очень крупными размерами как самих колоний и отдельных трубочек, так и статобластов (табл. 3 и профиль).

Ввиду того, что я в 1927 г. не дал полного описания этого вида, привожу его здесь

FREDERICELLA LEPNEVAE ABRICOSSOV, 1927

Колонии лежачие, со слабо приподнимающимися ветвями, без настоящих стоячих ветвей.

Отдельные трубки широкие, ширина их в среднем более 0,5 *мм*. Киль местами выражен довольно ясно.

Эктоцист плотный, коричнево-оливковый, инкрустация песчинками довольно сильная.

Статобласты очень крупные. Размер их: длина в среднем 0,598 *мм*, ширина — 0,374 *мм*, отношение длины к ширине — 1,6. Обе створки по поверхности имеют рисунки в виде пчелиных сот.

Название дано в честь нашего известного зоолога, исследователя Телецкого озера, С. Г. Лепневой.

По размерам статобластов (исключительно мелких и вместе с тем довольно сильно удлиненных[3]; табл. 3 и профиль) я считаю возможным выделить в особый вариетет и форму, найденную Роджик (1935) в оз. Эри (США). Этот вариетет я предлагаю назвать в ее честь — var. rogickae. Это безусловно экологическая форма.

Таким образом, система и географическое распространение рода Fredericella представляется мне в настоящее время следующим образом:

1. Fredericella sultana (Blumenbach, 1779)
   а) typica — Европа, Северная Азия, Западные Гималаи, Япония, Северная Америка, Мексика, Центральная и Южная Африка;
   б) subsp. duplesissi Forel, 1885 — Гренландия, Исландия (?), озера Карелии, глубины альпийских озер;
   в) subsp. transcaucasica Abricossov, 1927 — Закавказье;
   г) subsp. jordanica Annandale, 1913 — Палестина; восточный Иран; р. Еруслан (Саратовская обл.)?[4]
   д) subsp. cunningtoni Rousselet, 1907 — оз. Танганьика;
   е) subsp. borgi subsp. n. — Северная Африка;
   ж) var. rogickae var. n. — Северная Америка, оз. Эри (возможно, и другие водоемы).
2. Fredericella indica Annandale, 1909 — равнинная часть Индии.

---

[3] По этому признаку статобласт описываемой формы несколько сходен с subsp. duplesissi Forel.

[4] Это указание Эннэндаля (N. Annandale, 1915) недостаточно убедительно.

3. Fredericella australiensis Goddard, 1909 — Австралия; Новая Зеландия.
4. Fredericella lepnevae Abricossov, 1927 — Телецкое озеро (Алтай).
5. Fredericella browni (Rogick, 1945) — США, штат Вайоминг; Южная Америка — оз. Титикака
   a) subsp. crenulata Du Bois-Reymond-Marcus, 1946 — Бразилия (возможно, и другие районы Южной Америки).

Отличия видов 1,4 и 5, а также ряда форм (а, б, в, е, ж) по статобластам (размеры и соотношение длины и ширины) очень хорошо видны на профиле (рис. 2).

ЛИТЕРАТУРА

Абрикосов Г. Г., 1927. К познанию фауны мшанок Кавказа, Русск. гидробиол. ж., 6, 3/5—1927a. О пресноводных мшанках СССР, Докл. АН СССР.— 1959. О родовых подразделениях покрыторотых пресноводных мшанок, Докл. АН СССР, 126, № 4.

Annandale N., 1909. A New species of Fredericella from Indian Lakes, Rec. Ind. Mus., 3, 4.—1913. The Polyzoa of the lake of Tiberias, J. Proc. Asat. Soc. Bengal, 9.—1915. Report on a Collection of Phylactolaematus Polyzoa from Volga Region, Работы Волжск. биостанции, V, 2.

Borg F., 1936. Sur quelques Bryozoaires d'eau douce Nord-Africaines, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord, 27, 7.

Davenport C., 1904. Report on the Fresh-Water Bryozoa of the United States, Proc. U. S. Nat. Mus. 27.

Dendy A., 1907. Occurence of Fredericella sultana in New Zealand, Trans. New. Zeal. Inst., 39.

Du Bois-Reymond-Marcus E., 1946. On a New Brasilan Form of Fredericella sultana, Com. zool. Museo Hist. Nat. Montevideo, 2, N 31.— 1953. Bryozoa from Lake Titicaca, Bol. Fac. Cien. Let. Univ. São-Paulo, Zoologia, No. 18.— 1955, Polyzoa Percy Sladen Trust. Exp. to Lake Titicaca Trans., Linn. Soc. London, Ser. 3, vol. I, pt. 3

Forel F., 1885. Faune profonde des lacs Suisses, Mem. Soc. Helvet. Sci. Nat., 29.

Gervais M., 1838. Observations pour servir à l'histoire naturelle des Polypes d'eau douce, Ann. Franc. et étrang. Anat. Physiol., 3.

Goddard E., 1909. Australian Fresh-Water Polyzoa, Proc. Linn. Soc. N. S. Wales., 34, pt. 3.

Heding S., 1938. Freshwater Bryozoa, The zoology of Iceland, 4, pt. 666.

Kraepelin K., 1887. Die Deutschen Süsswasserbryozoen. Teil I, Naturwiss. Verein Hamburg, 10.

Lacourt A., 1949. Bryozoa of the Netherlands, Arch. Neerland. Zool., 8, 3.— 1949a, Les Bryozoaires d'eau douce de la Belgique, Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique, 25, 19.

Prenant M. et Bobin G., 1956. Bryozoaires, Pt I. Faune de France, 60.

Rogick M., 1935. Studies on Fresh-Water Bryozoa, II, Trans. Microscop. Soc. 54, No. 3.— 1945, Ibidem, XVI, Biol. Bull., 89.

Rousselet Ch., 1907. Zoological Results of the Third Tanganyika Exp., Report of the Polyzoa, Proc. Zool. Soc. London.

Toriumi M., 1951. Taxonomical Study on Fresh-Water Bryozoa, 1. Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ., 4 Ser. Biol., 19, No. 2.

SYSTEMATICS AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF THE GENUS FREDERICELLA (BRYOZOA, PHYLACTOLEMATA)

G. G. ABRIKOSSOV

Department of Invertebrate Zoology, State University of Moscow

Summary

On the basis of both his own data and data available in the literature (table 3) the author regards dimensions and the shape of piptoblasts as a good criterion for the distinction of species and intraspecific subdivisions in the genus Fredericella. At variance with M. Rogick (1945), the author supposes F. australiensis v. browni Rog. to be an independent species and F. sultana transcaucasica Abr. to belong to just this species and not to F. australiensis. An independent species F. lepnevae from the lake Telezkoje is separated, as well as subsp. borgi from North Africa and var. rogickae from North America. Differences between these forms in piptoblasts are shown in table 3 and profile (fig. 2).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1961, том XL, вып. 3

АДАПТИВНЫЙ ХАРАКТЕР МОРФОЛОГИИ СПЕРМАТОЗОИДОВ И ЯИЦ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

А. Ф. КАРПЕВИЧ

Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии (Москва)

Вопрос о путях и способах заселения солоноватых и пресных вод фауной беспозвоночных полностью не решен. До сих пор остается невыясненным, почему одни морские виды проникли в солоноватые воды и в свою очередь солоноватоводные — в пресные, а другие не смогли перешагнуть солевой барьер.

Исследования экологии солоноватоводной фауны постепенно проливают свет на отдельные стороны этого процесса. Имеющиеся в настоящее время данные (Беляев, 1951; Зенкевич, 1938; Карпевич, 1953, 1955; Schlieper, 1931; Remane, 1934; Beadle, 1943 и др.) позволяют предположить, что при продвижении многих видов в чуждую им среду, по-видимому, важнейшую роль играли адаптивные изменения в их обмене веществ и в процессе размножения (Карпевич, 1953, 1955).

На это указывают особенности, обнаруженные нами в солевом обмене дрейссен (Dreissena polymorpha), проникших из солоноватых в пресные воды, и в структуре их яиц (Карпевич, 1955).

Физиологические изменения в организме дрейссен были возможны при наличии или появлении таких морфологических структур, которые позволили им приспособиться к новым условиям.

При проникновении других видов в новую среду также должны были возникнуть физиологические и морфологические особенности. Наиболее ярко морфологические адаптивные изменения должны проявляться, как нам кажется, в половых клетках, особенно у видов с внешним оплодотворением. Например, в момент размножения моллюсков их половые клетки выбрасываются в воду и вступают в наиболее тесный контакт с внешней средой. Освоение новых элементов среды и успех размножения и выживания вида прежде всего зависит от функциональной и морфологической изменчивости яйца и спермы.

Действительно, избрав для исследования двустворчатых моллюсков наших южных морей, обитающих в чрезвычайно разнообразных солевых условиях, мы обнаружили даже у видов одного рода значительные различия в структуре и размерах сперматозоидов и яиц.

Обычно при изучении эмбриогенеза обращают главное внимание на морфологию и структуру женских органов размножения и в значительно меньшей степени — на органы самцов. Например, в монографии П. П. Иванова (1937), где собран обширный материал по эмбриологии животных, сперматогенезу уделено всего пять страниц. В то же время этому вопросу посвящены многочисленные статьи (Retzius, 1904, 1905; Tuzet, 1950; Franzen, 1956; Lubet, 1959 и др.). В этих работах отмечаются общность структуры сперматозоидов двустворчатых моллюсков и ее примитивный тип, который обусловлен тем, что сперма выбрасывается в воду при размножении моллюсков.

Некоторые авторы указывают, что морфология сперматозоидов может быть использована для филогенетической характеристики крупных систематических категорий (Franzen, 1956). Но пока мы не нашли данных, указывающих на адаптивное значение размеров и формы сперматозоидов у водных беспозвоночных, хотя обнаруженное разнообразие форм мужских клеток моллюсков свидетельствует об их значении в процессе адаптации видов к условиям существования.

Исходя из этих соображений, мы и попытались изучить морфологические особенности сперматозоидов двустворчатых моллюсков солоно-

ватых вод в зависимости от структуры яйца и условий обитания вида. Кроме того, мы стремились определить стабильность характерных черт половых клеток моллюсков, имея в виду в дальнейшем использовать их в качестве дополнительных систематических признаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучению подверглись виды, обитающие в Черном, Азовском, Каспийском и Аральском морях. Обычно моллюсков отлавливали весной и летом (апрель — июль) в период их интенсивного размножения и живыми доставляли в лабораторию. Здесь измеряли их длину и ширину с точностью до 1 *мм*[1], определяли состояние их зрелости, а также изучали структуры и размеры зрелых и подвижных сперматозоидов и легко выпадающих из гонады яиц. Длина головки сперматозоида измерялась вместе с шейкой, ширина — по диаметру наиболее широкой части головки. Измерения велись с точностью до 0,5 μ.

В настоящей статье главное внимание обращено на форму сперматозоидов двустворчатых моллюсков, их анатомия описана в работе Любет (R. Lubet, 1959).

Нами изучены 24 вида моллюсков, входящих в 15 родов, восемь семейств и два отряда класса Lamellibranchiata. Наиболее полно представлены семейства Veneridae и Cardidae из отряда Eulamellibranchiata. Кроме того, обследованы особи одного и того же вида, но обитающие в разных экологических условиях (дрейссены, сердцевидки и другие). В общей сложности просмотрено более 200 самок и самцов.

В табл. 1 дан список использованных нами моллюсков и их положение в системе по Б. В. Властову и В. А. Догелю (1940). Систематическое положение моллюсков определено по К. О. Милашевичу (1916), Н. И. Андрусову (1897), В. И. Жадину (1952) и А. Ф. Карпевич (1955).

ФОРМА И РАЗМЕРЫ СПЕРМАТОЗОИДОВ

Все сперматозоиды моллюсков представляют собой очень маленькую подвижную клетку, состоящую из головки с наконечником, шейки и хвостика (Иванов, 1937). В основании головки у всех изученных нами сперматозоидов, по-видимому, лежит круг, причем у одних базальная часть шейки сливается с телом головки (Mytilus galloprovincialis, Tapes proclivis), у других она едва заметна (Pecten ponticus), у третьих хорошо выражена, приняла форму базальной пластинки и сильно преломляет свет (Dreissena polymorpha, Cardium edule, Meretrix rudis, Syndesmya ovata), у четвертых — образует как бы воронку, острием входящую внутрь головки (Mytilaster lineatus, Corbulomya maeotica). Через эту воронку и проникает хвостовая нить сперматозоида, служащая органом его движения (рис. 1).

Рис. 1. Типичная форма сперматозоидов некоторых семейств двустворчатых моллюсков

1—шлемовидная (Corbulomya maeotica), *2*—копьевидная (Pecten ponticus), *3*—колбовидная (Mytilus galloprovincialis), *4*—роговидная (Syndesmya ovata). *5*—сачковидная (Meretrix rudis). *6*—штопоровидная (Cardium edule), *7*—шуруповидная (Tellina donacina), *8*—конусовидная (Dreissena polymorpha); увеличение ×1800

Передний конец головки — наконечник большинства сперматозоидов в разной степени заострен, но имеются сперматозоиды с округлым концом (C. paucicostatum) и округлым наконечником (Dreissena polymorpha).

В зависимости от структуры сперматозоида степень его подвижности и подвижность собственно головки различна. Если головка сильно уплотнена и размеры ее малы, она не изменяет формы (Dreissena polymorpha, Pecten ponticus и др.). При удлинении головки передний ее конец

[1] У видов митилевидной формы за длину раковины принимали расстояние от верхушки до брюшного края, а у всех других — от переднего до заднего.

изгибается (Meretrix rudis, Tapes proclivis и др.). При значительном удлинении сперматозоида его головка волнообразно извивается, заметно меняя форму изгибов (Cardium exiguum). Благодаря сильным ударам органелы движения сперматозоид движется, как ракета или торпеда, головкой вперед, часто меняя направление. Обычно головка сперматозоида меньше жгута в 5 раз и более.

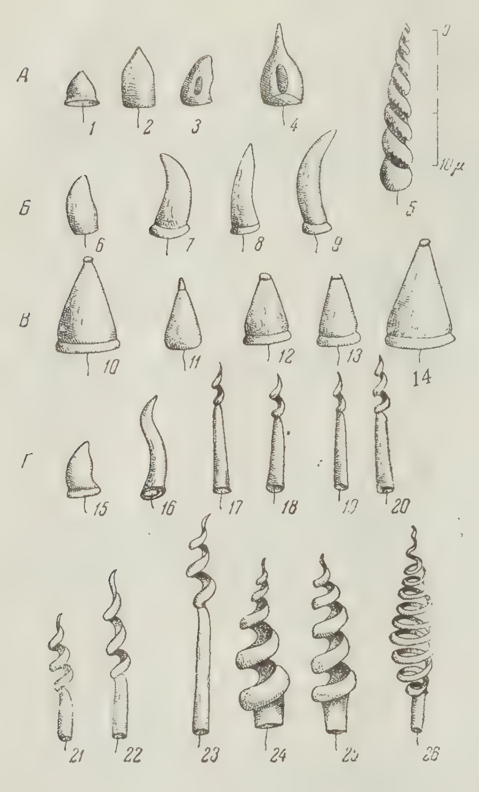


Рис. 2. Сперматозоиды двустворчатых моллюсков солоноватоводных морей

А—представители разных семейств: *1*—Corbulomya maeotica (Азовское море), *2*—Pecten ponticus (Черное море), *3*—Mytilaster lineatus (Черное море), *4*—Mytilus galloprovincialis (Черное море) *5*- Tellina donacina; *Б*—семейство Veneridae (Черное море): *6*—Tapes proclivis, *7*—Meretrix rudis, *8*—Venus gallina, *9*—Gouldia minima; *В*—семейство Dreissenidae: *10*—Dreissena caspia (Аральское море, определение вида сомнительно); *11*—D. andrusovi (восточная часть Северного Каспия), *12*—D. polymorpha var. tschapurica (Западная часть Северного Каспия). *13*—D. polymorpha (Аральское море), *14*—D. polymorpha (Волга); *Г* — семейство Cardiidae: *15* — Cardium paucicostatum (Черное море), *16* — C. exiguum (Черное море), *17* — C. edule (Азовское море), *18* — C. edule (Аральское море), *19* — C. edule (Северный Каспий), *20* — Didacna trigonoides (Северный Каспий), *21* — Monodacna colorata (Таганрогский залив Азовского моря), *22* — M. edentula (Северный Каспий), *23* — Monodacna sp. (Северный Каспий), *24* — Adacna laeviuscula (Северный Каспий), *25* — A. vitre (A. minima) (Северный Каспий), *26* — A. minim (Аральское море)

Несмотря на общность структуры всех сперматозоидов, у каждого семейства имеются и типичные черты (см. рис. 1), которые придают головке своеобразную форму: шлемовидную — Aloididae (Corbulomya maeotica), копьевидную — Pectinidae (Pecten ponticus), колбовидную — Mytilidae (Mylitus galloprovincialis), роговидную — Semelidae (Syndesmya ovata), сачковидную — Veneridae (Meretrix rudis, Tapes proclivis), штопоровидную — Cardiidae (Cardium edule, Monodacna colorata, Adacna minima и др.), шуруповидную — Tellinidae (Tellina donacina), конусовидную — Dreissensidae (Dreissena polymorpha).

Вероятно, возможны и другие типы сперматозоидов, характеризующие семейства. Сперматозоиды отдельных родов и даже видов некоторых семейств сохраняют типичные черты (Veneridae), а у других сильно отклоняются от типа. Например, у мидий Mytilus edulis (Lubet, 1959) и M. galloprovincialis (из семейства Mytilidae) сперматозоид колбовидный, а у черноморских митилястеров (Mytilaster lineatus) — ближе к сачковидному (рис. 2).

Особого разнообразия достигает форма сперматозоида у разных родов семейства Cardiidae. Их ряд начинается относительно примитивным сперматозоидом Cardium paucicostatum и заканчивается очень сложным по структуре сперматозоидом Adacna minima.

Можно заметить различные типы сперматозоидов даже у отдельных видов одного рода, например, у Cardium paucicostatum сперматозоид сачковидный с расширением у основания, у C. exiguum — роговидный, слегка изогнутый, а у C. edule — штопоровидный с острым концом и жестким вытянутым базисом головки. Но у всех кардиид, даже у C. pau-

cicostatum и C. exiguum более или менее хорошо заметна тенденция к образованию штопора. У C. edule наконечник головки состоит из 1,5 постоянных завитков, в которые переходит плотный стержень головки, у Didacna trigonoides — 2,5 завитка, у рода Monodacna, как правило, 3,5 завитка и т. д.

Развитие завитков происходит главным образом за счет укорочения стержня головки. Например, у сперматозоидов представителей рода Adacna (Северный Каспий) шесть завитков и очень короткий стержень, поэтому вся головка превращена в спираль различной формы (Adacna laeviuscula и A. vitrea). Большой сложности достигает сперматозоид и у аральской адакны (Adacna minima), у Tellina donacina и др.

Тип сперматозоида у дрейссен отличается от ранее рассмотренных (см. рис. 2, Franzen, 1956). Черты же отличия у отдельных видов выступают неясно, но они имеются. У Dreissena polymorpha var. fluviatilis из р. Волги конусовидный сперматозоид обладает хорошо заметной базальной пластинкой и шарообразным наконечником, размер головки достигает 8 μ[2]. У D. polymorpha var. marina из слабо соленых вод Северного Каспия (2—5‰) и из-под Чапурьей косы структура сперматозоидов не изменяется, но клетки мельче — до 5 μ. Следовательно, у особей одного вида, но живущих в разных солевых условиях, тип спермы сохраняется, но может изменяться размер головки (см. рис. 2).

У дрейссен из Арала, живущих при солености 10‰, сперматозоиды по форме и размерам приближаются к типу сперматозоидов солоноватоводных груп каспийских дрейссен. Пока мы не обнаружили различий в форме сперматозоидов Dreissena polymorpha и так называемое D. caspia из Арала. Но это еще требует проверки.

Наоборот, у D. andrusovi, обитающей в восточной половине Северного Каспия, в воде соленостью 6—10‰ отличия выражены довольно ясно: головка сперматозоида более узкая, наконечник удлинен и отсутствует базальная пластинка. Многие сперматозоиды долго остаются в оболочке клетки, как бы в виде сперматоцида.

Типичным для всех сперматозоидов является их малый размер, хотя и этот последний колеблется у изученных видов в значительных пределах — от 2,5 до 16 μ. Величина сперматозоидов у представителей одного семейства и даже рода не одинакова: у Veneridae и Dreissensidae наблюдаются колебания почти в два раза, а у Cardidae — в два и даже в четыре раза (табл. 1, рис. 2).

Величина сперматозоидов у особей одного и того же вида, обитающих в одинаковых условиях, довольно стабильна, она мало зависит от размеров самцов и является типичной для вида. Например, особи Tapes proclivis длиной 15 и 21 *мм* имеют сперматозоиды около 4 μ, а мидии высотой 34 и 49 *мм* — 5—6 μ и т. д.

Замеченные колебания величины сперматозоидов лежат в пределах точности измерения.

Величина сперматозоидов различных видов также не координируется со средней величиной зрелых самцов. Наиболее мелкие сперматозоиды с длиной головки около 2,5 μ и шириной 1,5—2 μ обнаружены у митилястера (M. lineatus) длиной 10—14 *мм* и у корбуломии (C. maeotica) длиной 6 *мм*. Крупные черноморские мидии ($L = 36$ *мм*) имеют также очень мелкие сперматозоиды 5—6 μ, а сравнительно мелкая синдесмия из Азовского моря ($L = 10$ *мм*) очень крупные — 10—12 μ (табл. 1, рис. 2). Наиболее крупные сперматозоиды (до 15 μ) найдены у крупной Adacna laeviuscula ($L = 42$ μ) и у сравнительно мелких Adacna vitrea и A. minima ($L = 12$ *мм*) из Северного Каспия и Арала.

Бегло рассмотрев морфологию и величину сперматозоидов, мы видим, что почти каждый вид изученных нами моллюсков обладает сперматозоидами

[2] Требуется проверка.

Таблица 1

Размеры сперматозоидов пластинчатожаберных моллюсков

Виды моллюсков	Длина раковины в *мм*	Размер сперматозоида в μ		Водоем обитания подопытных моллюсков
		длина	ширина	
Anisomyaria				
Mytilidae				
Mytilus galloprovincialis Lamarck	36	5—6	3—4	Черное море
Mytilaster lineatus (Gmelin)	15	2,5	1,5—2	» »
M. lineatus (Gmelin)	—	5	—	Азовское »
Pectinidae				
Pecten ponticus Bucquoy	40	4	1,5—2	Черное »
Eulamellibranchiata				
Dreissensidae				
Dreissena polymorpha (Pall.) var. fluviatilis (Locard)	10	8	4	Волга
D. polymorpha var. fluviatilis (Locard)	20	6—8	—	Авандельта Волги
D. polymorpha var. tschapurica Karpev.	16	4—5	1,5—2	Северный Каспий***
D. andrusovi Brusina	14	4,5—5	2	» »
D. caspia* Eichw.	13	7	—	Аральское море
Cardiidae				
Cardium edule L.	12	9—10	1	Азовское море
C. edule L.	10	8—9**	1	Каспийское море
C. edule L.	21	8—10	—	Аральское море
C. exiguum Gmelin	11	7—8	1—1,5	Черное море
C. paucicostatum Sowerdy var. impedita Mil.	22	3—4	2	» »
Didacna trigonoides (Pall.)	12	9—10	1,5	Северный Каспий
Monodacna colorata (Eichwald)	18	10—12	—	Таганрогский залив Азовского моря
M. edentula (Pall.)	20	12	1,5	Северный Каспий
Monodacna sp.	14	16	—	» »
Adacna vitrea (Eichw.)	12	12	—	» »
A. laeviuscula (Eichw.)	42	12—15	—	» »
A. minima Ostr.	14	12—15	—	Аральское море
Veneridae				
Tapes proclivis Milasch.	21	4—5	2	Черное море
Meretrix rudis (Poli) var. ochropicta Kruhicki	16	6—7	2,5—3	» »
Venus gallina Linne	16	6—7	2	» »
Gouldia minima (Montagu)	8	7—8	2	» »
Semelidae				
Abra (Syndesmya) ovata (Philippi)	12	12	—	Азовское море
Syndesmya ovata	15	15	—	Куяльницкий лиман Черного моря
S. ovata	15	12	2	Северный Каспий
Tellinidae				
Tellina donacina L.	12	10—12	2—2,5	Черное море
Aloididae				
Aloides (Corbulomya) maeotica (Milasch.)	6	2—2,5	2	Азовское море

* Определение требует проверки.
** Размер требует уточнения.
*** Северная часть Каспийского моря.

зоидом, своеобразным по форме или по размерам. Следовательно, форма зрелых сперматозоидов во многих случаях может служить дополнительным систематическим признаком для определения рода и вида двустворчатых моллюсков.

У морских семейств, состоящих из стеногалинных видов, сперматозоиды менее разнообразны по форме (Veneridae), чем у эвригалинных (Cardiidae). У большинства моллюсков морского происхождения, проникших из Средиземного моря в Черное и живущих в нем при наибольшей солености 17—18°/₀₀ (солевой предел, по-видимому, не ниже 14—15 или 8—9°/₀₀ хлора) длина головки сперматозоида очень мала — 3—8 μ (Veneridae и Mytilidae). Исключение составляет только Tellina donacina (табл. 1). Наоборот, у многих видов морского происхождения, проникших в более опресненные воды, чем черноморская, сперматозоиды крупнее. Эта закономерность ясно обнаруживается у видов рода Cardium: у наиболее стеногалинного вида C. paucicostatum, распространенного в Средиземном, Мраморном и Черном морях на значительных глубинах (от 16 до 120 *м*), при солености 36—18°/₀₀ сперматозоид самый маленький —3—4 μ. У более эвригалинного C. exiguum, способного переносить воду соленостью до 13—14°/₀₀ (при осолонении Азовского моря он проник в район Казантипа), и сперматозоид крупнее — 7—8 μ; у еще более эвригалинного вида — C. edule, который в Азовском море переносит воду соленостью до 7—9°/₀₀ (3,8—4,9°/₀₀ хлора), и сперматозоид наиболее крупный —9—10 μ.

То же можно сказать и относительно Syndesmya ovata: в Азовском море она проникает в воду соленостью 7—9°/₀₀ (4—5°/₀₀ Cl) и имеет крупный сперматозоид 10—12 μ. В Каспийском море, куда она была нами переселена в 1948—1949 гг. (Карпевич и Полякова, 1956), форма сперматозоида осталась прежней, но размер его увеличился до 12 μ (материал фиксирован формалином).

Особенно заметно увеличение сперматозоидов у каспийских видов Cardiidae, которые проникли в наиболее опресненные воды (см. рис. 2). Например, у Didacna trigonoides Северного Каспия, которые переносят воду соленостью 4—5°/₀₀, сперматозоид достигает 10—12 μ, а у адакн, живущих в еще более опресненных зонах Северного Каспия и в Аральском море, сперматозоиды еще крупнее — до 15 μ (при этом нами не учитывалась длина спирали головки в вытянутом состоянии).

Однако приспособление видов к опресненной среде не ограничивалось увеличением размеров и мощности сперматозоидов, имелись и другие пути, на что указывает и наш материал: у ряда исследованных видов (Corbulomya maeotica, Dreissena polymorpha, Mytilaster lineatus) сперматозоид очень маленький (2,5—8 μ), округлой формы или утративший острый наконечник (род Dreissena).

Замеченные нами два пути изменения сперматозоидов согласуются с изменениями в структуре яйца, которые, в свою очередь, вероятнее всего, вызваны солевыми условиями жизни особей.

Как известно, в гонадах двустворчатых моллюсков овоциты развиваются в оболочке [3], диаметр которой увеличивается по мере созревания яйца. В последующем она, по-видимому, выполняет защитную роль, ограждая яйцо от механических и физиологических повреждений, регулируя проникновение солей и воды извне и т. д. Однако, как нами обнаружено, у некоторых видов вторичная оболочка только немного больше зрелого яйца, а у других после выметывания совсем не сохраняется. Например, яйца Dreissena polymorpha и Corbulomya maeotica выбрасываются в воду голыми без вторичной оболочки. Диаметр собственно яйца у этих видов невелик — у корбуломии от 38 до 40 μ, а у дрейссен — от 45 до 64 μ. К выметанным и ничем не защищенным яйцеклеткам устремляется множество сперматозоидов, которые атакуют каждую

[3] Это, по-видимому, вторичная оболочка, поскольку она сильно отстает от ооцита и, вероятно, выделяется фолликулярными клетками.

Таблица 2

Величина зрелых яиц и сперматозоидов двустворчатых моллюсков (в микронах)

Виды моллюсков	Водоем обитания	Хлорный минимум вида (в ‰)	Диаметр яйцеклетки		Местонахождение и состояние яиц	Длина головки спермиев
			яйца	оболочки		
Corbulomya maeotica	Азовское море	4—5	38—40	Нет	Оплодотворенные	2,5
Dreissena andrusovi	Северный Каспий	2—3	48—64	80—96	В гонаде, зрелые	4
D. andrusovi	То же	2—3	80	Нет	Выметанные в воду	4
D. polymorpha var. marina	» »	1,2—2	45—50	»	То же	5—6
D polymorpha var. fluviatilis	Волга	0*	60—64	96—100	В гонаде	8
D. polymorpha var. fluviatilis	»	0	80—96	Нет	Оплодотворенные	—
D. polymorpha	Аральское море	3,5	45—60	80—96	В гонаде	4,5—5
Meretrix rudis	Черное море	8—9	45—48	50	В гонаде	— 6
Pecten ponticus	» »	8—9	50—60	60—75	»	4
Tapes proclivis	» »	8—9	65—70	75—90	»	4
Cardium edule	Азовское море	3,6	55—76	162—160	Оплодотворенные	9—10
C. edule	Аральское море	3,5	96	160	В гонаде	8—10
C. edule	То же	3,5	96	226	Оплодотворенные	—
Monodacna edentula	Северный Каспий	2—3	80—96	160—230	В гонаде	10—12
Monodacna sp.	То же	—	150	224	» »	16
Adacna vitrea	» »	0,8—1	64—80	224—250	Выметанные в воду	12
A. minima	Аральское море	1,8—2	80—96	160—180	В гонаде	12—15
A. minima	То же	1,8—2	82—96	204—250	Выметанные в воду	12—15
Syndesmya ovata	Азовское море	4—5	95—114	152	В гонаде	10—12
» »	То же	4—5	95	350	В аральской воде	10—12
» »	Куяльницкий лиман	—	112	225	В гонаде	15

* 0 — пресная вода.

из них. Если бы сперматозоиды корбуломии и дрейссены были крупными и заостренными, то яйца погибали бы от ранений. Но сперматозоиды этих видов маленькие, округлые с слабо заостренным или даже с шаровидным наконечником (см. рис. 2).

У некоторых черноморских наиболее стеногалинных видов — Meretrix rudis, Pecten ponticus, Tapes proclivis диаметр собственно яйца невелик — 45—60 μ и диаметр их вторичной оболочки также относительно мал — всего 60—90 μ. Но сохраняют ли выметанные яйцеклетки этих видов вторичную оболочку, нам пока не удалось установить. Однако, судя по величине (4—6 μ) и округлой форме сперматозоида, оболочка яиц или не составляет значительного препятствия для спермы или вовсе отсутствует при оплодотворении яйца.

Совсем иная картина наблюдается у моллюсков, яйца которых выбрасываются в воду вместе с вторичной оболочкой. Попав в слабосоленую воду, размеры вторичной оболочки яйца увеличиваются от набухания тем больше, чем более опресненная среда их окружает. Например, диаметр собственно яйца аральской сердцевидки, обнаруженного в го-

наде, равен 98 μ, а вместе с оболочкой — 160 μ. В воде после оплодотворения яйца диаметр оболочки увеличивается до 226 μ и более (табл. 2)[4]. Вторичная оболочка у яиц адакн отстает еще больше, образуя шар диаметром до 250 μ, а у синдесмий — до 350 μ.

Естественно, что по мере увеличения оболочки оплодотворение яйца становится все более затрудненным. Чтобы преодолеть расстояние между вторичной оболочкой и яйцом, требуются длинные сперматозоиды. Они и образуются у солоноватоводных видов, сохраняясь в семенниках в виде свернутой спирали или штопора.

Однако только увеличением яйца из-за набухания невозможно объяснить увеличивающуюся мощность сперматозоидов и их сильно заостренный наконечник. Вся структура головки сперматозоида у многих видов приспособлена к преодолению значительных препятствий (см. сперматозоид T. donacina, A. vitrea, A. minima, A. laeviuscula). Таковыми могут быть и толщина и плотность оболочек яйца.

Известно, что повышенное содержание в воде иона Ca″ способствует и значительному уплотнению оболочек (Трошин, 1956).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные позволяют наметить в первом приближении пути изменений в оплодотворении яиц моллюсков в водах разной солености и освоение ими солоноватых вод. В морской воде, концентрация которой почти изотонична внутренней среде беспозвоночных, осморегуляция у моллюсков протекает беспрепятственно, а при некотором опреснении среды происходит главным образом за счет свободного и быстрого проникновения извне одновалентных ионов солей NaCl, KCl и др. Благодаря этому концентрация внутренней и внешней среды быстро выравнивается и не происходит чрезмерного увеличения вторичной оболочки яйца. Уплотняющее действие кальция смягчается наличием ионов других солей. Поэтому у наиболее соленолюбивых и стеногалинных видов из кардиид (у Cardium paucicostatum) сперматозоид при оплодотворении яйца не встречает особых препятствий и сохраняет малые размеры, мягкие и округлые очертания. При его движении слабо изгибается только передний несколько суженный конец головки, от чего незначительно меняется его форма.

У более эвригалинного Cardium exiguum, проникающего в воду соленостью 13—14‰, головка сперматозоида принимает удлиненную форму. При движении она извивается, изменяя места изгибов. Она уже более приспособлена для пробуравливания относительно узкого отверстия (микропиле), сжатого плотными тканями.

Сердцевидка (C. edule) — наиболее эвригалинный представитель рода Cardium, проникший в опресненные Азовское, Каспийское и даже Аральское моря. В воде двух последних водоемов преобладают двухвалентные ионы солей $CaSO_4$, $CaCO_3$ и $MgSO_4$, медленно проникающие через оболочки и уплотняющие их. Во всех морях сердцевидка тяготеет к наиболее осолоненным районам и сохраняет в потенции морские свойства (Карпевич, 1953). Она обитает и размножается в аральской воде при солености не ниже 9—10‰[5] (3,5‰ Cl), в каспийской — 7—10‰ (3,4‰ Cl), в азовской воде при солености 7—9‰ (3,6‰ Cl), т. е. в водах со значительным содержанием одновалентных ионов солей (Na, K, Cl), которые играют основную роль в осморегуляции. Вследствие этого, если даже внутренняя среда яйца сердцевидки в гонаде гипертонична по сравнению с внешней, то после нереста оно умеренно обвод-

---

[4] В азовской воде яйца набухают слабее.
[5] По указанию Н. З. Хусаиновой (1958), не ниже 6—7‰.

няется при значительном уплотнении оболочки. Поэтому не слишком длинный, но сильный и острый сперматозоид сердцевидок способен проникать через вторичную оболочку и оплодотворять яйцеклетку.

У реликтовых кардиид, освоивших более опресненные зоны морей, обводнение яиц и уплотнение их тканей усиливается, поэтому и для оплодотворения их яиц требуются более мощные сперматозоиды. По-видимому, вследствие этого у Didacna trigonoides и D. barbot de marnyi тип сперматозоида сохраняется как у сердцевидки, но размеры головки и число завитков увеличиваются.

У видов рода монодакна, проникших в еще более опресненные зоны Азовского и Каспийского морей (2‰ хлора), происходит еще большее увеличение и уплотнение оболочки яйца, у Mondacna edentula, которая обитает в каспийской воде, соленостью 5—12‰ (2,1—5‰ Cl), диаметр яйца около 80—96 μ, оболочки в гонаде 230 μ, а в воде, может быть, и еще больше. В соответствии с этим размер сперматозоида и количество завитков на его головке увеличиваются: два нижних завитка очень крутые, а третий заканчивается заостренным концом.

Примерно такой же сперматозоид у Monodacna colorata из Таганрогского залива, но он обладает еще более крутыми завитками, которые при развертывании способны значительно увеличивать длину его головки. Сперматозоид у Monodacna sp. из Северного Каспия обладает очень длинным стержнем, от чего его размеры повышаются до 15—16 μ.

Особенно крупные и мощные сперматозоиды у представителей рода Adacna, проникших в наиболее опресненную воду Северного Каспия — 0,8—1‰, с особо повышенной жесткостью. Их сперматозоиды длиной от 12 до 15 μ образуют сильную штопоровидную головку с 5—6 завитками и базальной частью в виде короткого, но мощного стержня. При этом у более эвригалинной Adacna vitrea спираль длиннее и передний конец штопора более сильный, чем у A. laeviuscula.

A. minima из Аральского моря размножается в аральской воде соленостью не ниже 5‰ (1,8‰ Cl), но в ней наблюдается еще более высокое содержание двухвалентных ионов солей кальция и магния, поэтому яйца адакн, попавшие в воду, сильно набухают, а их оболочки уплотняются, что и затрудняет их оплодотворение. Сперматозоид этого вида сохраняет тип, свойственный семейству кардиид, но приобретает своеобразные приспособления. Его головка превратилась из штопора в спираль, которую образует тонкая, туго свернутая нить с заостренным концом. Эта спираль способна не только проникнуть через очень узкое отверстие во вторичной оболочке, но и, выпрямившись и увеличив головку в 3—4 раза, достигнуть яйца.

Особая структура сперматозоида аральской адакны позволяет выделить ее в особый вид или оставить за ней название Adacna minima, а не Adacna vitrea var. minima, как указано у В. И. Жадина (1952). Для каспийской A. minima, по-видимому, должно быть восстановлено ее наименование — Adacna vitrea.

У некоторых морских видов при их проникновении в опресненную воду диаметр оболочки яйца также увеличивается. Например, у неоплодотворенных яиц, обнаруженных в гонаде азовской синдесмии, живущей в воде соленостью 12‰ (6,4‰ Cl), диаметр вторичной оболочки — около 154 μ, а у яиц, помещенных в более опресненную аральскую воду, он достигает 350—380 μ (табл. 2). Самцы обладают крупным роговидным сперматозоидом — около 10 μ. Такой же сперматозоид, только несколько увеличенный, мы обнаружили у каспийской синдесмии.

У других видов при проникновении в пресные воды или воды повышенной жесткости происходит бурное проникновение воды через оболочки и потому от чрезмерного обводнения яйца вторичная оболочка, по-видимому, разрушается, и яйцо оказывается в воде без защитной

мембраны. Сперматозоиды у таких видов, как правило, маленькие, слабые, округлой формы или слабо заостренные (Dreissena polymorpha, Corbulomya maeotica и др.).

У третьей группы видов, по-видимому, не произошло изменения структуры сперматозоидов, поэтому оплодотворение яйца оказалось невозможным в опресненной среде. Возможно, вследствие этого большинство видов двустворчатых моллюсков средиземноморского происхождения проникли только в Черное море с соленостью вод до 18‰ и не могли освоить очень богатое кормами, но более опресненное Азовское.

ВЫВОДЫ

1. Каждое семейство, род и даже вид двустворчатых солоноватоводных моллюсков обладают сперматозоидом особой структуры, которая может служить в ряде случаев дополнительным систематическим признаком.

2. По изменению структуры сперматозоидов отдельных видов морских и солоноватоводных родов или семейств можно проследить пути проникновения двустворчатых моллюсков в слабо солоноватые и пресные воды.

3. В процессе эволюции структура спермиев изменялась при взаимодействии со средой обитания и в соответствии с изменением структуры яйца.

4. Намечаются два пути изменения в яйце и спермиях моллюсков при их освоении солоноватых и пресных вод: а) при сохранении вторичной оболочки яйца и сильном ее увеличении (от разбухания) и уплотнения (под действием солей кальция) возникают значительные препятствия для оплодотворения яйца, преодоление которых возможно путем увеличения размеров и усложнения структуры сперматозоидов; б) при отсутствии или потере вторичной оболочки (от чрезмерного набухания) и при малых размерах яиц появились сперматозоиды округлой формы и малых размеров.

ЛИТЕРАТУРА

Андрусов Н. И., 1897. Ископаемые и ныне живущие Dreissensidae Евразии, Тр. СПб о-ва естествоиспыт. по отд. геол. и минерал., т. 25.

Беляев Г. М., 1951. Осмотическое давление полостной жидкости водных беспозвоночных животных в водоемах различной солености, Тр. Всес. гидробиол. о-ва, т. III.

Властов Б. В., Догель В. А., Зенкевич Л. А., Иванов А. В., Изосимов В. В., Кондаков Н. Н., Ливанов Н. А., 1940. Руководство по зоологии, т. II, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Жадин В. И., 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Зенкевич Л. А., 1938. Действие вод Черного и Каспийского морей пониженной и повышенной солености на некоторых черноморских беспозвоночных, Зоол. ж., т. XVII, вып. 6.

Иванов П. П., 1937. Общая и сравнительная эмбриология, Огиз — Биомедгиз.

Карпевич А. Ф., 1953. Отношение двустворчатых моллюсков Северного Каспия и Арала к изменению солености среды, докт. дис., Гос. б-ка им. В. И. Ленина.— 1955. Некоторые данные о формообразовании у двустворчатых моллюсков, Зоол. ж., т. XXXIV, вып. 1.

Карпевич А. Ф. и Полякова Б. Г., 1956. Успешная акклиматизация моллюска синдесмии в Каспийском море, Рыбн. х-во, № 8.

Милашевич К. О., 1916. Моллюски русских морей. Моллюски Черного и Азовского морей. Фауна России и сопредельных стран. Зоол. муз. импер. Акад. наук, т. I, Петроград

Трошин А. С., 1956. Проблема клеточной проницаемости, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Хусаинова Н. З., 1958. Биологические особенности некоторых массовых донных кормовых беспозвоночных Аральского моря, Изд. Мин-ва высш. образования СССР, Алма-Ата.

Beadle L., 1943. Osmotic Regulation and the Faunas of Island Waters, Biol. Rev., 18, 4.

Franzen A., 1956. Comparative Morphological Investigations into the Spermiogenesis among Mollusca, Zoologiska Bidtrag Frän-Uppsala 30, 399.
Lubet P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'emission des gametes chez les Mytilides et les Pectinides, Rev. travaux de l'inst. des Pëches Maritimes, t. XXIII, fasc. 4.
Remane A., 1934. Die Brackwasserfauna, Zool. Anz., 36, 22.
Retzius G., 1904. Zur Kenntnis des Sperma der Evertebraten, Biol. Untersuch., I.— 1905. Idem, 9
Schlieper C., 1931. Über das Eindringen mariner Tiere in das Süsswasser, Biol. Zentr. Bl., 51, 8.
Tuzet O., 1950. Le Spermatozoide dans la série animale, Revue Suisse Zool., 57.

ADAPTIVE CHARACTER OF SPERMATOZOA AND EGGS' MORPHOLOGY IN BIVALVIA-MOLLUSCS

A. F. KARPEVICH

All-Union Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (Moscow)

Summary

Upon penetration of marine species into brackish waters and upon penetration of brackish water species into fresh waters adaptive physiological and morphological changes take place. Morphological variability is most clearly exhibited in spermotozoas and eggs of species with external insemination.

In 24 mollusc species belonging to 15 genera, 8 families and two orders of the class Lamellibranchiata which have been studied by the author and which are dwelling in different salinity conditions in the Black, Azov, Caspian and Aral Seas, considerable differences are found in the morphology of their spermatozoa (figs. 1 and 2). The shape and the size of spermatozoa are closely related with the changes in the saline medium of dwelling and with the egg dimensions, in particular with those of the egg secondary membrane. Two pathways of the penetration of Bivalvia of marine and brackish origin into fresh waters and waters of low salinity can be followed up by the structure of their spermatozoa.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том. XL, вып. 3

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КУТИКУЛЫ И КУТИКУЛЯРНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ ЛИЧИНОК НАСЕКОМЫХ-КСИЛОБИОНТОВ КАК ПРИСПОСОБЛЕНИЯ К УСЛОВИЯМ ЖИЗНИ В ДРЕВЕСИНЕ

Б. М. МАМАЕВ и *Л. М. СЕМЕНОВА*

Лаборатория почвенной зоологии Института морфологии животных Академии наук СССР (Москва)

В комплексе условий, определяющих видовой состав и ход сукцессии беспозвоночных в разрушающейся древесине, наиболее существенными являются ее прочность и влажность. Влияние этих условий сказывается на общем облике и организации личинки, отражаясь на приспособительных изменениях внутреннего строения и покровов тела. Разбираемые в работе адаптации, затрагивающие покровы личинки, являются, главным образом, приспособлениями к передвижению в толще древесины, а также к обитанию в различных условиях влажности.

Передвижение в такой плотной среде, как древесина, коренным образом отличается от движения по поверхности. Если в последнем случае членистые конечности — основные локомоторные органы, то у древоядных форм конечности, как правило, развиты слабо или вовсе отсутствуют, а передвижение личинки в ходе осуществляется при помощи нечленистых выростов кутикулы разнообразной формы и размеров (Leisewitz, 1906; Brass, 1914). В этом плане локомоторные приспособления ксилобионтов имеют много общего с таковыми почвообитающих форм (Гиляров, 1949). Специфические приспособления для прокладывания ходов, не имеющие аналогов у почвообитающих форм, вырабатываются только у личинок тех видов, которые развиваются на ранних стадиях разрушения древесины, т. е. тогда, когда древесина еще полностью сохраняет свою прочность (Мамаев, 1960). Содержание влаги в древесине также колеблется в широких пределах. Условия обитания, создающиеся в древесине, насыщенной влагой, близки к условиям обитания в водной среде, тогда как в ходах, прокладываемых в сухой древесине, несомненно создается некоторый дефицит влажности, что характерно для условий обитания на поверхности суши.

Известно, что у насекомых, обитающих на поверхности суши, в наружной части кутикулы дифференцируется тончайший слой эпикутикулы, что делает кутикулу в целом относительно непроницаемой для испарения (Richards, 1951; Семенова, 1960). Эпикутикула имеется также у почвообитающих личинок, развивающихся в сухой почве, и у водных личинок, которые в определенный период развития покидают водоем, выходя на сушу (Holdgate, 1956; Ghilarov und Semenowa, 1957; Семенова, 1959).

В отношении гистологического строения кутикулы ксилобионтов данных в литературе нет. Несомненный интерес представляет изучение сравнительного материала по строению кутикулы такой разнообразнейшей в экологическом отношении группы, как обитатели древесины.

Цель публикуемой работы — изучение локомоторных приспособлений кутикулярной природы, которые вырабатываются у личинок-ксилобионтов в связи со способом передвижения в древесине, а также сравнение гистологического строения кутикулы влаголюбивых видов с видами, обитающими в сухой древесине.

Материал был собран на Кавказе, в Тульских засеках и Теллермановском лесничестве Воронежской обл. в 1958—1959 гг. Личинки фиксировались по Ценкеру. Для окрашивания срезов использовалась смесь Маллори и азоновая окраска по Гейден-

гайну. В результате эндокутикула принимала синевато-голубой цвет, экзокутикула — красно-оранжевый, эпикутикула оставалась бесцветной или слегка желтоватой (Пилат, 1938; Nementz, 1955). Срезы кутикулы изготовлялись толщиной в 6—7 μ.

Ниже приводятся описания кутикулы ряда личинок насекомых-ксилобионтов.

ОБИТАТЕЛИ ВЛАЖНОЙ ДРЕВЕСИНЫ

1. Ceruchus chrysomelinus Hochw. Личинки обнаружены в сравнительно непрочной влажной древесине сильно разрушенных дубовых пней и колод в Тульских засеках. Они имеют *C*-образное тело (скарабеоидные личинки), хорошо развитые ноги, гипогнатную голову с сильными челюстями и опорно-фиксирующими приспособлениями в виде серий поперечных рядов крупных крепких, направленных назад шипов,

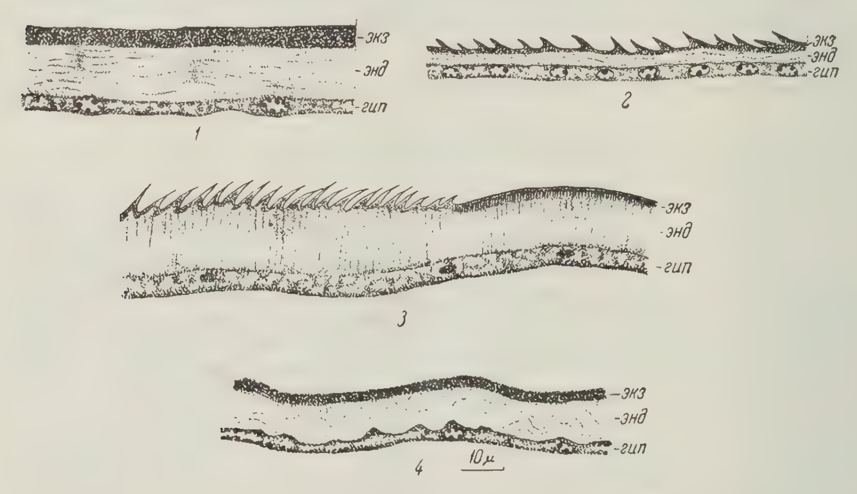


Рис. 1. Кутикула личинок насекомых, обитающих во влажной древесине
1 — Ceruchus chrysomelinus Hochw., *2* — Scolytus scolytus F., *3* — Otho spondyloides Germ., *4* — Agrilus biguttatus F., *экз* — экзокутикула, *энд* — эндокутикула, *гип* — гиподерма

которые расположены на дорсальной поверхности средних брюшных сегментов. Способ передвижения скарабеоидных личинок подробно описан в литературе (Гиляров, 1949). Фиксация тела в момент прогрызания хода достигается подгибанием заднего конца тела, при этом покрытая шипами спинная поверхность средних брюшных сегментов упирается в свод хода. Разрушение древесины осуществляется мощными мандибулами.

Кутикула личинки (рис. 1,*1*) толстая, экзокутикула гомогенная, плотная, эндокутикула с отчетливой горизонтальной слоистостью, эпикутикула не выражена.

2. Scolytus scolytus F. *C*-образные личинки этого вида обнаружены во влажном свежем лубе ильмовых колод. Опорно-фиксирующие шипы расположены так же, как у предыдущего вида, и подробно описаны Лайзевицем (1906). Кутикула личинки (рис. 1, *2*) тонкая, двухслойная, отдельные ее участки имеют микроскопические, несочлененные направленные назад шипики, главным образом, по дорсальной поверхности средних брюшных сегментов. Эпикутикула не выражена.

3. Otho spondyloides Germ. Вид развивается в размягченной древесине ильма (Теллерман). Личинка безнога и не имеет грызущих челюстей. Она передвигается в древесине, раздвигая ее волокна клинообразно заостренной головой, используя в качестве опоры усаженную крупными шипами треугольную площадку на вентральной стороне последнего сегмента (см. рис. 4, *1*, *2*), а также округлые площадки, покрытые более мелкими направленными назад шипиками, которые рас-

положены на дорсальной и вентральной сторонах брюшных сегментов. На срезе кутикулы граница между покрытым шипами участком и гладкой поверхностью кутикулы отчетливо заметна (рис. 1, *3*). Кутикула толстая, экзокутикула хорошо развита, с резкой вертикальной слоистостью, эндокутикула в 4—5 раз толще экзокутикулы и также имеет вертикальную слоистость. Эпикутикула не выражена.

4. Agrilus biguttatus F. Личинки найдены во влажном свежем лубе дубовых пней. Ходы прокладывают с помощью хорошо развитых грызущих челюстей, фиксация тела при этом осуществляется за счет расширения переднегруди, снабженной с верхней и нижней сторон сильно склеротизованными площадками. Ноги не развиты. На последнем сегменте брюшка имеется крупный кутикулярный отросток. Личинка способна совершать только поступательное движение. Экзокутикула (рис. 1, *4*) хорошо развита, эндокутикула с горизонтальной слоистостью, есть следы очень тонкой эпикутикулы.

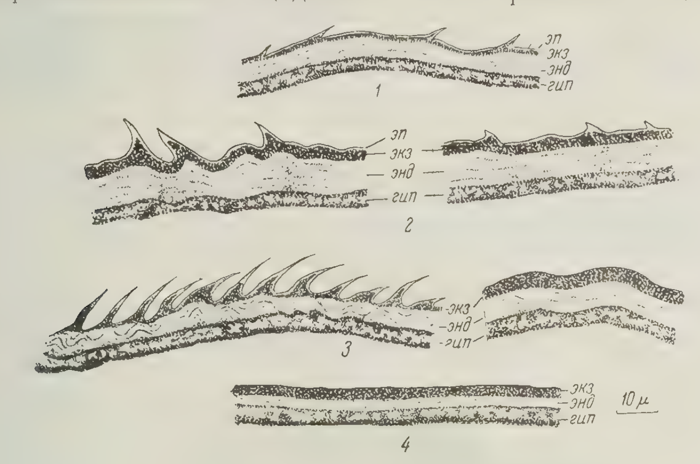


Рис. 2. Кутикула личинок насекомых, обитающих во влажной древесине

1 — Tomoxia biguttata Gyll., *2* — Sirex gigas L., *3* — Platypus cylindrus F., *4* — Elateroides dermestoides L., *эп* — эпикутикула, *экз* — экзокутикула, *энд* — эндокутикула, *гип* — гиподерма

5. Sirex gigas L. Личинки обнаружены во влажной древесине пихты на Северном Кавказе. Они прогрызают в древесине круглые ходы, заполненные мелкой трухой. В фиксации тела принимают участие шипы, расположенные на голове, нижней губе и на наружной поверхности прижатых к телу рудиментарных ног. На конце тела личинки (см. рис. 4) расположен крепкий шип, которым она упирается в свод хода. Кроме того, вся поверхность тела личинки равномерно покрыта крепкими, направленными назад микроскопическими шипами (рис. 2, *2*). На спинной стороне шипы более мелкие, на брюшной — участки с мелкими шипами чередуются с участками, на которых шипы заметно крупнее. Личинка не способна к возвратному движению на ходу. Эндокутикула мощная с горизонтальной слоистостью, экзокутикула гомогенная, эпикутикула слабо развита и просматривается только местами на выпуклых участках сегментов.

6. Tomoxia biguttata Gyll. Внешне чрезвычайно сходна с личинками рогохвостов и поэтому специально не описывается. Микроскопические кутикулярные шипы расположены, главным образом, на брюшной поверхности. Экзокутикула с вертикальной, эндокутикула — с горизонтальной слоистостью, эпикутикула тонкая, просматривается плохо (рис. 2, *1*).

7. Platypus cylindrus F. Обнаружен в свободных от трухи ходах во влажных дубовых пнях на Кавказе. Переднегрудь личинки слегка капюшонообразно расширена и с дорсальной стороны несет поперечные петлевидные кутикулярные ребра, а с вентральной стороны — подковообразный валик, усаженный крупными крепкими направленными назад шипами. Брюшные сегменты с дорсальной стороны по переднему краю с полоской крепких микроскопических направленных назад шипов (рис. 2, *3*). Задний конец тела с кутикулярным шипиком, продолжающимся вентрально в склеротизованное ребро. Личинка способна двигаться по ходу в обоих направлениях. Экзокутикула плотная, эндокутикула с горизонтальной слоистостью, эпикутикула не выражена.

8. Elateroides dermestoides L. Личинки обнаружены в свободных от трухи ходах в заболони влажных пихтовых бревен на Кавказе. Они имеют сильно вздутую капюшонообразную переднегрудь (см. рис. 4), которая служит основной зоной фиксации тела в момент прогрызания хода и покрыта с дорсальной и боковых сторон густыми шипиками. Переднегрудь способна сокращаться, и в этот момент ее поперечник не превосходит поперечника остальных сегментов тела. Поступательное и возвратное движение личинки по ходу осуществляется путем попеременной фиксации переднего и заднего концов тела. Передний конец фиксируется расширением переднегруди, задний — длинным, на конце двузубчатым кутикулярным отростком, упирающимся в свод, и подталкивателем, несущим два покрытых шипами участка, которые противостоят дорсальному отростку, упираясь в дно хода. В движении участвуют также серии шипов, расположенных на дорсальной стороне брюшных сегментов, начиная с IV, и хорошо развитые ноги. Кутикула (рис. 2, *4*) двухслойная, сильно склеротизованная, без микроскопических шипов, с редкими сочлененными волосками, эпикутикула не выражена.

9. Tipula (flavolineata *Mg.*), обнаружена во влажных сильно разрушенных пнях бука на Кавказе. Личинка с мягкими покровами, тип передвижения подробно описан у М. С. Гилярова (1949). В качестве опорных приспособлений служат мясистые выросты анального сегмента. Кутикула толстая, сплошь покрытая микроскопическими несочлененными волосками, эндокутикула значительно толще экзокутикулы с горизонтальной слоистостью, эпикутикула не выражена.

10. Prionus coriarius L. Развивается во влажных корнях липовых и еловых пней. Личинка прогрызает ход мощными челюстями. Органами фиксации и движения служат слегка расширенная переднегрудь и массивные мозоли на дорсальной и вентральной сторонах брюшных сегментов. Кутикула очень толстая, сильно склеротизованная, без микроскопических шипов и волосков, эпикутикула не развита.

ОБИТАТЕЛИ СУХОЙ ДРЕВЕСИНЫ

11. Xestobium rufovillosum Deg. обнаружен в сухой заболони дубовых пней в Теллермане. Личинка имеет *С*-образную форму тела и по расположению опорных шипов сходна с личинкой Ceruchus chrysomelinus. Кутикула (рис. 3, *1*) толстая, сильно склеротизованная. Эндокутикула в два раза толще экзокутикулы с отчетливой горизонтальной слоистостью, эпикутикула хорошо развита и просматривается даже в сочленениях.

12. Rhyncolus turbatus Boh. *С*-образные мелкие личинки, обнаружены в сухой разрушенной древесине бука на Кавказе. Их кутикула (рис. 3, *2*) тонкая, слабо склеротизованная, покрыта микроскопическими шипами. Эпикутикула развита.

13. Dicerca chlorostigma *Mannh.* Разрушители сухой прочной древесины ильмовых и буковых пней на вырубках на Кавказе. Как и у всех златок подсемейства Buprestinae, опорно-фиксирующие приспо-

собления расположены на переднегруди безногой личинки и представлены дорсальной и вентральной площадками, усаженными крепкими шипами, с помощью которых личинка фиксирует переднегрудь на время работы хорошо развитых грызущих челюстей. Личинка может совершать только поступательное движение. Кутикула (рис. 3, *3*) толстая, слабо склеротизованная, местами с группами редких микроскопических загнутых назад шипов. Эндокутикула хорошо развита, с горизонтальной слоистостью, экзокутикула тонкая, эпикутикула отчетливо развита.

14. Melasis buprestoides L. Личинки обнаружены на Северном Кавказе в сравнительно сухой буковой колоде. Так же, как и у пре-

Рис. 3. Кутикула личинок насекомых, обитающих в сухой или временами пересыхающей древесине

1 — Xestobium rufovillosum Deg., *2* — Rhyncolus turbatus Boh., *3* — Dicerca chlorostigma Mannh., *4* — Melasis buprestoides L., *5* — Lymexylon navale L. Буквенные обозначения те же, что и на рис. 2

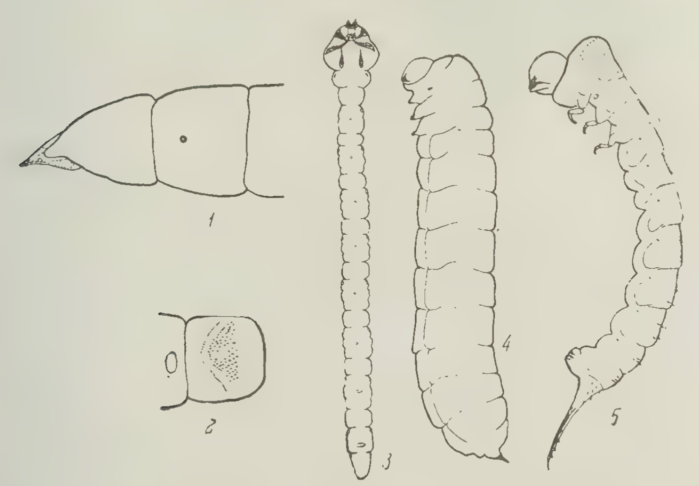


Рис. 4. Кутикулярные локомоторные приспособления личинок насекомых из древесины

1 — передний конец туловища личинки Otho spondyloides Germ., *2* — вентральная сторона последнего сегмента этой же личинки, *3* — личинка Melasis buprestoides L., *4* — личинка Sirex gigas L., *5* — личинка Elateroides dermestoides L.

дыдущего вида, переднегрудь личинки значительно расширена и на ее дорсальной и вентральной сторонах расположены опорно-фиксирующие приспособления в виде парных мозолей, покрытых кутикулярными ребрами (рис. 4, *3*), которые обеспечивают прочную фиксацию переднегруди.

Ног нет. Личинка может совершать только поступательное движение. Кутикула (рис. 3, *4*) трехслойная с редкими микроскопическими шипиками. Эндокутикула сравнительно тонкая, с горизонтальной слоистостью, эпикутикула хорошо развита и просматривается также и в сочленениях.

15. Lymexylon navale L. Личинка обитает в свободных от трухи ходах в сухой древесине дуба (Теллерман). По типу передвижения и расположению опорно-фиксирующих шипов сходна с Elateroides dermestoides, однако концевой кутикулярный отросток у нее функционально заменен участком крепких загнутых вверх шипов, расположенных на дорсальной поверхности последнего сегмента. Кутикула (см. рис. 3, *5*) трехслойная, со спинной стороны с микроскопическими несочлененными шипами, эпикутикула хорошо развита.

16. Leiopus nebulosus L. и Toxotus sp. Личинки обнаружены соответственно в сухом лубе дубового сухостоя в Тульских засеках и в сухой заболони дуба на Кавказе. Характерно, что у личинок этих видов усачей, в отличие от личинок P. coriarius, эпикутикула хорошо развита.

ОБИТАТЕЛИ СУХОЙ ТРУХИ

17. Thereva sp. Личинки обнаружены в сухой трухе в дуплах перестойных дубов в Тульских засеках. Они не имеют ног, длинные, с плотными гладкими покровами, без специальных опорных приспособлений, если не считать подталкивателя на последнем сегменте. Зарываются в труху как передним, так и задним концом тела вперед. Кутикула тонкая, сильно склеротизованная. Эндокутикула в 1,5 раза толще экзокутикулы, и та и другая гомогенны, эпикутикула хорошо развита.

Рассмотренный выше материал позволяет выделить ряд характерных особенностей в строении покровов личинок насекомых-ксилобионтов, которые появляются у них в связи с обитанием в сходных условиях.

У большинства личинок, прокладывающих ходы в еще твердой древесине, опорно-фиксирующие приспособления (кутикулярные шипы или ребра) развиваются в непосредственной близости от грызущих челюстей на расширенной переднегруди. Если при этом личинка способна совершать только поступательное движение по проделываемому ходу, то опорные приспособления на последних сегментах, как правило, отсутствуют, и все брюшные сегменты покрыты микроскопическими, направленными назад шипиками, способствующими последовательному подтягиванию сегментов в направлении движения (Buprestidae, Eucnemidae). Личинки, способные передвигаться по ходу также и в обратном направлении, имеют хорошо развитые опорные приспособления на последнем сегменте брюшка (Lymexylonidae, Platypodidae) или же двигательные мозоли на средних брюшных сегментах (Cerambycidae).

Своеобразны обитающие в твердой древесине личинки перепончатокрылых-рогохвостов и жуков-горбаток. Цилиндрические личинки с мягкими покровами и недоразвитыми ногами внешне лишены каких-либо опорных приспособлений, кроме каудального шипа, который, находясь на заднем конце туловища, не может обеспечить надежную фиксацию тела личинки в момент прогрызания хода. Основными фиксирующими приспособлениями являются многочисленные микроскопические загнутые назад кутикулярные шипы, покрывающие все тело личинки. Плотное прижимание этих шипов к стенкам хода достигается за счет того, что последний сегмент тела, подтянутый сокращением мускулатуры и закрепленный фиксацией каудального шипа в своде хода, действуя подобно поршню, передает свое давление полостной жидкости, которая растягивает и прижимает к стенкам хода эластические покровы личинки.

У личинок некоторых видов горбаток имеются дополнительные фиксирующие приспособления на дорсальной стороне переднегруди в виде группы крупных шипов. Интересно, что вышеописанный тип личинки конвергентно возник у представителей систематически далеких семейств, принадлежащих к разным отрядам насекомых.

У личинок, обитающих в древесине, потерявшей свою первоначальную прочность, наиболее распространенной является *С*-образная и типулоидная форма тела, связанная с активным разрушением древесины. Передвижение путем раздвигания волокон древесины заостренной головой коррелирует с развитием кутикулярных шипов на последнем сегменте, а также на дорсальной и вентральной сторонах брюшных сегментов (Eucnemidae, Erinnidae).

Обитатели трухи (Therevidae; некоторые Elateridae, например, Ludius ferrugineus L.; Alleculidae) имеют совершенно гладкую кутикулу, закругленный последний сегмент и могут зарываться в труху как передним, так и задним концами тела.

Эпикутикула дифференцируется только у тех личинок, которые обитают в сухой древесине.

ВЫВОДЫ

1. В связи с обитанием в сходных условиях у личинок насекомых-ксилобионтов вырабатываются однотипные приспособления на основе широких явлений конвергенции. Например, в зависимости от способа передвижения в древесине у личинок вырабатывается внешне сходная общая форма тела и развиваются сходные и одинаково локализованные кутикулярные опорно-фиксирующие приспособления.

2. В древесине в зависимости от ее влажности создаются условия, приближающиеся соответственно к условиям обитания во влажной почве или к условиям обитания в сухой атмосфере. В связи с этим кутикула личинок, обитающих во влажной древесине, принципиально не отличается от кутикулы водных и многих почвообитающих форм, тогда как у личинок из сухой древесины дифференцируется относительно непроницаемый для испарения слой кутикулы (эпикутикула).

ЛИТЕРАТУРА

Гиляров М. С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Гиляров М. С. и Семенова Л. М., 1957. Die Kutikelpermeabilität bodenbewohnender Tipuliden-Larven, Z. Pflanzenbau und Pflanzenschutz, 64.

Мамаев Б. М., 1960. Морфо-физиологические особенности личинок насекомых, развивающихся в гнилой древесине, IV съезд Всес. энтомол. о-ва, тезисы докл., 1.

Пилат М. В., 1938. Гистологическое строение и проницаемость хитина насекомых, Уч. зап. Казахск. пед. ин-та, 1.

Семенова Л. М., 1959. Особенности строения кутикулы водных личинок насекомых как приспособления к условиям существования, Acta Soc. entomol. Cechoslovenie, 56.— 1960. Особенности кутикулы почвенных насекомых в сравнении с водными и наземными, Ж. общ. биол.

Brass P., 1914. Das 10. Abdominalsegment der Käferlarven als Bewegungsorgan, Zool. Jahrb., Abt. Syst., 37.

Ghilarov M. S. und Semenova L. M., 1957. Die Kutikelpermeabilität bodenbewohnender Tipuliden — Larven, Z. Pflanzenbau und Pflanzenschutz, 64.

Holdgate M. W., 1956. Transpiration through the Cuticles of Some Aquatic Insects. J. exptl. biol., 33.

Leisewitz W., 1906. Ueber chitinöse Fortbewegungsapparate einiger (insbesondere fußlöser) Insektenlarven, München.

Nemenz H., 1955. Über den Bau der Kutikula und dessen Einfluß auf Wasserabgabe bei Spinnen, Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Abt. I, 164.

Richards G., 1951. The Integument of Arthropods, Minneapolis, Minnesota.

PECULIARITIES OF THE CUTICLE AND CUTICULAR STRUCTURES IN THE LARVAE OF XYLOBIONT-INSECTS AS AN ADAPTATION TO THE EXISTENCE IN THE WOOD

B. M. MAMAJEV and *L. M. SEMENOVA*

Laboratory of Soil Zoology, Institute of Animal Morphology, USSR Academy of Sciences (Moscow)

Summary

In the larvae dwelling in the hard wood supporting structures develop on the broadened pronotum. In those larvae which are able to move along their tunnels only forward, caudal spines are lacking, as a rule, while abdominal segments are covered with microscopic spines bent backwards (Buprestidae, Eucnemidae). Those larvae which can move along their galleries in both directions possess supporting structures on last abdominal segments (Lymexylonidae) or projections on middle abdominal segments (Cerambycidae). The main supporting structures of Siricidae and Mordellidae larvae are microscopic spines bent backwards which cover the entire body of the larvae.

In larvae dwelling in soft wood tipuloid and S-shape of the body is prevailing. The motion by means of moving apart wood fibers by their pointed head (Erinnidae, Eucnemidae) correlates with the development of supporting spines on the last segment. The dwellers of the wood dust (Alleculidae, Therevidae and others) possess smooth cuticle, a rounded last body segment and are able to bury themselves into wood dust by both the front and the end of body.

Only larvae inhabiting dry wood possess a clearly expressed epicuticle.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 3

ОБ ЭВОЛЮЦИИ ПЧЕЛИНЫХ РОДОВ PROTOSMIA DUCKE И CHELOSTOMOPSIS CKLL. (HYMENOPTERA, MEGACHILIDAE)

В. В. ПОПОВ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

I

Среди всесветно распространенного и богатого видами подсемейства осмииновых пчел (Osmiinae) насчитывается ряд подродов и родов, характерных для Средиземноморской подобласти в ее более широком понимании. Таковы подроды Erythrosmia и Hoplosmia среди Anthocopa, роды Chelostoma и Ochreriades, подроды Eutrypetes и Micreriades среди Heriades и, вероятно, ряд других, еще не выделенных подродов и родов. Характерно, что только из пределов Средиземноморской подобласти известны оба паразитические рода подсемейства, вероятные дериваты Anthocopa — Fertonella и Bythinskia, которые ясно свидетельствуют об изменении условий существования ряда групп за период очень длительной эволюции подсемейства.

Эволюция эта была не только длительной, но и очень сложной. Она привела к сильному морфологическому разнообразию, значительной видовой радиации, сложным и разнообразным биологическим перестройкам, изменениям особенностей гнездования, разнообразию трофических связей с многими группами высших цветковых растений. Нет сомнения, что, несмотря на широкое географическое распространение подсемейства осмиин, многие из основных этапов его эволюции протекали в пределах современного Средиземноморья или, точнее, на прилегающих к древнему Тетису территориях (Попов, 1952, 1952а, 1954).

Несмотря на серьезную и интенсивную разработку системы подсемейства и выяснение основных направлений его эволюции, предпринятую преимущественно американскими исследователями, главным образом Миченером (Ch. D. Michener), система осмиин по существу лишь начинает разрабатываться, и разработка эта в ряде случаев носит предварительный характер; предварительный характер носят и наши современные представления об эволюции подсемейства; соответствие между системой группы и ее эволюцией еще далеко не достигнуто.

Совершенно очевидно, что род Anthocopa в трактовке Миченера включает ряд очень разнообразных элементов, что отмечено им самим (Michener, 1941, 1943). Более того, разделив прежний род Osmia на три главных рода (Osmia, Hoplitis и Anthocopa) и очень удачно очертив первый, Миченер сам особо отметил, что Anthocopa столь близка к Hoplitis, так полно интерградирует с некоторыми секциями последнего, что линия, разделяющая эти роды, носит несколько искусственный характер.

Это объясняется, вероятно, не только недостаточной изученностью осмиин вообще, но и тем, что это разделение подавляющего большинства голарктических видов на два «рода», удовлетворительное для фауны Но-

вого Света, недостаточно для менее изученной фауны Старого, не соответствует эволюции подсемейства в целом и не отражает сложности этой эволюции. Автохтонное происхождение ряда родов, в том числе Hoplitis и Anthocopa, предполагается Миченером (Michener, 1943) в Старом Свете, где естественна сохранность в современной фауне ряда древних групп. Именно этим группам принадлежат те «аномальные формы», которые, по Миченеру (1941), так затрудняют создание системы подсемейства. Такой же дискуссионный характер носит отказ Миченера (1944) от прежнего подразделения осмиин на трибы Heriadini и Osmiini (Michener, 1941), хотя именно в Старом Свете трудности этого подразделения особенно очевидны.

К подобным «аномальным» родам, чье истинное систематическое положение, принадлежность к Heriadini или Osmiini и систематический ранг оставались неясными, относится и род Protosmia.

Protosmia была установлена (Ducke, 1900) в качестве подрода для характерной средиземноморской группы рода Osmia в широком смысле, как это понималось в то время. Тип рода — P. glutinosa (Giraud), вид, резко обособленный по характерному строению мандибул самки от всех других осмиин. До последнего времени оставалось неясным отношение Protosmia к Heriades, к которому при описании был отнесен типичный вид первого. Большинство современных авторов включает все виды Protosmia в род Heriades. Положение особо осложнилось после того, как для P. paradoxa (Friese) был основан особый подрод Rhodosmia и включен в род Anthocopa (Michener, 1943). Позднее Rhodosmia была синонимизирована с Protosmia (Mavromoustakis, 1958), включена в род Heriades и опять стала рассматриваться как единое целое в смысле Дукке. Весьма вероятно, что Rhodosmia — не полный синоним Protosmia, а является самостоятельным подродом; к подроду Protosmia (s. str.) принадлежит, возможно, только P. glutinosa; однако необходимо исследование копулятивных органов этого вида.

Генетическая близость Protosmia к Heriades подтверждается многими существенными признаками, в том числе и рядом признаков копулятивного органа и прилегающих к нему стернитов самца. Однако очевидна и систематическая самостоятельность рода, обусловленная рядом не менее существенных морфологических и биологических особенностей.

Родовое достоинство Protosmia (и его длительная обособленная эволюция от Heriades) находит также свое подтверждение в близком родстве с родом Chelostomopsis.

От рода Heriades самцы и самки рода Protosmia отличаются более коротким туловищем; коротким и относительно широким брюшком; отсутствием килей, ограничивающих вертикальную плоскость тергита I; более короткой горизонтальной зоной промежуточного сегмента, лишенного ясных ребристых краев; отсутствием вертикальной зоны среднеспинки, являющейся продолжением вертикальной части переднеспинки; другим характером пунктировки, крупной и ячеистой или почти ячеистой у Heriades, значительно более нежной и не имеющей ячеистого характера на туловище и голове у Protosmia. Самцы Protosmia характеризуются более узкими щеками, характерные вдавленные части которых голые или слабо опушенные; VI тергит имеет другую форму, лишен характерных концевых вдавлений, развитых у самцов Heriades, но несет хорошо развитые боковые углы или зубцы; V стернит лишен узких прямых или угловато изогнутых краевых выростов, характерных для Heriades, но имеет хорошо развитые широкие округлые лопасти; базальная лопасть VIII стернита сильно вытянутая, равная по длине остальной части стернита; гонококситы копулятивного органа прямые, копьевидно или ланцетовидно расширенные на вершине, резко отличаются этим от расширенных и изогнутых на вершине гонококситов тех видов Heriades, чьи копулятивные органы были исследованы.

Не подлежит сомнению, что род Protosmia по ряду признаков близок к Anthocopa; Миченер был в значительной мере прав, когда включил P. paradoxa в последний род.

Самки Protosmia отличаются от самок Anthocopa более развитой горизонтальной зоной промежуточного сегмента, более наклонной заднеспинкой, характерным вершинным краем мандибул с двумя внешними зубцами и почти прямым остальным краем, а также характерной формой выпуклого наличника, образующего в профиль с налобником одну плавную линию. Самцы резко отличаются шестью видимыми сегментами брюшка, характерной формой VI тергита, выростами I стернита, копулятивными органами и прилегающими к ним стернитами и рядом других признаков.

Кроме типичного вида, Protosmia включает еще следующие: 1) P. luctuosa (Lucas) 1846 (=cavigena Pér., 1895), ♂ (Алжир, Марокко); 2) P. exenterata (Pér.), 1895, ♀♂ (Алжир, Марокко, Сицилия, Израиль); 3) P. humeralis (Pér.), 1895, ♀ ♂ (Алжир, Израиль); 4) P. monstrosa (Pér.), 1895, ♀ ♂ (=mirabilis Friese, 1899) (Алжир, Кипр, Израиль, Ливан); 5) P. octomaculata (Pér.) 1895, ♀♂ (Алжир, Тунис); 6) P. paradoxa Friese, 1899, ♀♂(Кипр, Ливан, Израиль); 7) P. steloides (Pér.), 1895, ♀ (Алжир); 8) P. stigmatica (Pér.), 1895, ♀ (Марокко, Алжир); 9) P. tiflensis (F. Mor.), 1876, ♀ (=graeffei Schmied., 1890, ♀♂) (Югославия, Греция, Крым, Закавказье), а также еще один описываемый далее вид из Крыма. Osmia megaceps Kohl, 1907, ♀♂ с о-ва Сокотра, вид, описанный в качестве близкого к P. glutinosa, к роду Protosmia, по-видимому, не принадлежит, так же, как и вид Osmia (Protosmia) braunsiana Friese, 1909, ♀♂ из Южной Африки, близкий к Osmia semirubra Friese.

Таким образом, географическое распространение Protosmia точно ограничено пределами Средиземноморской области и род является одним из наиболее характерных средиземноморских элементов среди осмиин.

Несомненны биологические отличия между Protosmia и Heriades. Виды Heriades гнездятся в стеблях кустарников, в мертвой древесине; виды Protosmia устраивают гнезда преимущественно в пустых раковинах наземных моллюсков. Так, P. exenterata поселяется в раковинах Rumina (=Bulimus) decollata (L.), P. steloides — в раковинах Helix sp. (Ferton, 1894, 1909). По Фертону, и Protosmia и Heriades делают пробки, закрывающие вход в ячейку и в гнездо, из чистого резиноподобного вещества. Резиноподобное вещество применяет и P. glutinosa, устраивающая свое потомство в пустых старых ячейках Sceliphron, Chalicodoma и Anthophora (Giraud, 1871). Эти последние, как известно, лепят свои гнезда из цементированной почвы, устраивая их свободно на субстрате или роя ходы в обрывах или глинистых стенах. Выделение резиноподобного вещества предполагает сильное развитие слюнных или иных желез и их особую функцию (Malyshev, 1937). Этот признак вряд ли смог появиться конвергентно и, возможно, является одним из хороших доказательств филогентической близости обоих родов.

Если виды Heriades в гнездовании связаны с растительным материалом, то виды Protosmia — с животным или с материалом, обработанным животными. В обоих случаях виды Protosmia имеют дело с твердым, хорошо предохраняющим материалом, обладающим другой теплопроводностью, пористостью и другими свойствами, создающими иную микроклиматическую среду для развития и имеющим другую форму полости.

Если следовать Миченеру и считать Heriades стоящим ближе к исходным формам, то в известной мере можно считать, что менее вытянутая форма тела Protosmia, утрата ими характерных килей, ограничивающих поверхности срединного сегмента и горизонтальной поверхности

I сегмента брюшка и обеспечивающих их полную «пригнанность» друг к другу и значительную «обтекаемость», является следствием изменения характера гнездования.

Как известно, виды Heriades распространены очень широко, в том числе по всей тропической зоне Земли. Ареал Protosmia, как уже было отмечено, ограничен только Средиземноморской подобластью, преимущественно более ксерофильными ее частями. Допустимо предположение, что именно в связи с возрастающим иссушением климата Средиземноморья произошла замена субстрата при устройстве гнезда при неизменности стации обитания. Уже было отмечено (Hurd and Michener, 1955), что использование раковин наземных моллюсков осмиинами наиболее распространено в Европе, точнее (Friese, 1923) в Средиземноморье, где фауна осмиин особенно разнообразна, а на известняках наземные моллюски очень обильны.

Большинство видов Heriades, по крайней мере в Голарктической области,— летние или осенние формы. Среди видов Protosmia много весенних и раннелетних видов. Так, самцы P. cavigena отмечались в апреле (Кипр), самцы P. exenterata в Алжире — в апреле — начале мая, самцы и самки в Израиле — в мае; самцы P. humeralis — в начале и середине мая (Алжир); P. monstrosa в марте-апреле (Кипр), в апреле (Израиль) или в начале мая (Ливан); P. octomaculata — в апреле (Тунис); P. paradoxa: самцы в Израиле — в конце марта, в Ливане самцы и самки — в конце апреля, на Кипре — в апреле-мае; P. stigmatica — в мае (Марокко). Однако P. glutinosa отмечалась на Кипре в марте и в мае-июле, на Балканах — в июне-июле; P. tiflensis — в июне-июле; P. tauricola sp. n. в Крыму — в мае-июне.

Большинство видов Heriades посещает преимущественно цветы сложноцветных. Немногочисленные сведения о посещении цветов видами Protosmia из числа доступных автору свидетельствуют о предпочтительном посещении цветов бобовых и губоцветных. Так, самка P. exenterata отмечена на цветах лютикового Nigella sativa L. (Saunders, 1908); P. paradoxa — на цветах Echium sericeum Vahl. (Boraginaceae), губоцветном — Sideritis curvidens Stapf. и бобовом — Hymenocarpus (Mavromoustakis, 1950; Pittioni, 1950); на губоцветных же отмечались P. glutinosa: Nepeta troodi Holmb. и Salvia grandiflora willkeana Holmb. (Mavromoustakis, 1950), этот же вид посещает ряд бобовых: Hippocrepis, Lotus, Dorycnium, Onobrychis (Ducke, 1897, 1900), на неизвестном бобовом отмечена и P. monstrosa (Pittioni, 1950).

Как ни скромны все изложенные сведения, они дают основание видеть значительные морфологические и биологические отличия между видами Protosmia и Heriades и предполагать независимую эволюцию обоих в течение длительного времени.

Морфологические отличия от Anthocopa также глубоки и очевидны; биологические отличия от видов и групп видов этого рода, сооружающих гнезда в пустых раковинах наземных моллюсков, также несомненны, хотя и менее определенно изучены. К таким особенностям относятся кормовые связи, летный период, положение отверстия пустых раковин, заселяемых пчелиными, материал, из которого сооружаются перегородки между ячейками, и способы обработки этого материала.

II

В фауне Советского Союза известны только три вида Protosmia, ареал их ограничен в пределах СССР южным берегом Крыма и Западным Закавказьем.

Благодаря любезности д-ров Гвидо Нонвейе (Белград) и Макса Фишера (Вена) автор имел возможность получить на просмотр экземпля-

ры P. glutinosa (Gir.) и P. graeffei (Schmied.) из Триеста, а благодаря любезности проф. Яна Носкевича (Вроцлав) — котипы P. illyrica (Nosk.), что позволило точно идентифицировать виды из Советского Союза.

P. GLUTINOSA (GIRAUD)

Osmia tiflensis F. Morawitz, Horae Soc. Entomol. Ross., XIV, 1878: 6 (nec 1876).

Как показало переисследование самки Osmia tiflensis, собранной Ф. Моравицем в Иджеване (Каравансарае), экземпляр этот является самкой P. glutinosa. Таким образом, современный ареал вида таков: Алжир, Испания, Южная Франция, Тироль, Югославия, Кипр, Малая Азия, Закавказье.

P. TIFLENSIS (F. MOR.)

Osmia tiflensis F. Morawitz, Horae Soc. Entomol. Ross., XII, 1876: 45, ♀ (nec 1878); Ducke, Entomol. Nachr., XXIII, 1897: 42 ♀♂; Ducke, Ber. naturw-med. Vereines Innsbruck, XXV, 1900: 80; Friese, Das Tierreich, 28, 1911: 68, ♀. Osmia graeffei Schmiedeknecht, Atti Mus. Trieste, VIII, 1890 : 137, ♀♂; Friese, Entomol. Nachr., XVII, 1891 : 263, ♂; Ducke, Ber. naturw.-med. Vereines Innsbruck, XXV, 1900 : 85, ♀♂; Friese, Das Tierreich, 28, 1911 : 70, ♀♂. Heriades (Protosmia) graeffei (Schm.) Mavromoustakis, Ann. Mag. Nat. Hist., (13), 1, 7, 1958 : 444, ♂ (syn. nov.).

Вид был известен достоверно только по типичной самке из Тбилиси и является загадочным для ряда исследователей (Ducke, 1900; Friese, 1911), хотя еще в 1897 г. тем же Дукке он был отмечен для окрестностей Фиуме; в последующих работах Дукке, по-видимому, отнес свои экземпляры к P. glutinosa.

Новые сведения о нахождении P. graeffei в Аттике (Mavromoustakis, 1958), в Крыму (Судак, 4—5 июня 1904 г., 2♀, Д. Глазунов) и Тбилиси (7—12 мая 1901 г., 1♀, К. Сатунин; 29 июня 1905 г., 1♂, К. Сатунин) позволили сделать заключение об идентичности адриатического вида с закавказским. Последующее сравнение с экземплярами P. graeffei из Триеста подтвердило это заключение. В Закавказье, следовательно, известны оба пола, которые четко отличаются от других видов этого рода резко заметными участками прозрачных крыльев, что отмечалось уже при описании P. graeffei Шмидекнехтом и рядом последующих авторов.

Копулятивные органы и прилегающие к ним стерниты самца не были описаны и изображены; описание и изображение их (по экземпляру из Тбилиси) позволит в дальнейшем более уверенно подтвердить предлагаемую синонимизацию.

VI тергит (рис. 1, *1*) широкий, с большими боковыми зубцами и немного более коротким зубцом посередине концевого края. VII тергит (рис. 1, *2*) очень короткий, с большими базальными лопастями, разделенными глубокой треугольной выемкой и широкоокруглым концевым краем, слабо выемчатым посередине и с небольшими округлыми зубцами по краям. IV стернит (рис. 1, *3*) очень большой, с небольшими базальными лопастями, широко округлым концевым краем, заметно выемчатым посередине и глубоко по бокам перед боковыми округлыми зубцами; концевая половина покрыта редкими и короткими волосками, лишь только боковые края срединной концевой вырезки несут ресницы из значительно более длинных и густых волосков.

Базальные лопасти V стернита (рис. 1, *4*) длинные и широкие, с узким срединным просветом между ними; стернит с широко округлым концевым краем, несущим боковые угловатые вырезки и более округлые по бокам от середины; концевая часть, несущая короткие и редкие волоски, очень короткая; краевые ресницы большие, широкие, в значительной части состоящие из сильных, плоских крючковидно изогнутых на конце щетинок. VI стернит (рис. 1, *5*) с длинными и широкими базальными лопастями, чуть более узкими, чем у V стернита, с подобной же узкой срединной вырезкой; концевой край широко округлый, с широко округлой же серединой; концевая часть покрыта более короткими и густыми волосками, чем на предыдущих стернитах. VII стернит (рис. 1, *6*) сильно редуцирован и представлен в виде боковых треугольно-угловатых рудиментов, несущих несколько коротких краевых волосков, соединенных узкой перепончатой частью. VIII стернит (рис. 1,7) ромбовидный,

Рис. 1. Protosmia tiflensis (F. Mor.), самец

1 — VI тергит, *2* — VII тергит, *3* — IV стернит, *4* - V стернит, *5* — VI стернит, *6* — VII стернит, *7* — VIII стернит, *8* — копулятивный орган, дорсально

с очень длинной и узкой базальной лопастью и более короткой и притупленной концевой частью, несущей несколько коротких волосков. Базальное кольцо копулятивного органа (рис. 1, *8*) довольно широкое дорсально, сильно суженное вентрально. Гонококситы узкие и длинные, слабо расширенные при основании, длина их вместе с неотдиференцированными гоностилями значительно превышает длину сагитт; концевая часть гонококситов заметно уплощенно овально расширена, частично покрыта довольно редкими и короткими волосками; гоностили короткие, пальцевидные. Волселлы одночлениковые, широкие, длинные, соединенные с друг с другом с помощью слабой перепонки. Сагитты узкие, длинные, суженные, с прямой и острой вершиной, частично покрытой редкими и короткими волосками; базальные выросты узкие, длинные, почти прямые.

PROTOSMIA TAURICOLA POPOV SP. N.

Самка. Длина 4,5—5 *мм*. Голова немного шире туловища, почти равной ширины и длины, плоская (вдвое короче длины), округлая. Темя широко и глубоко выемчатое. Ширина висков почти равна ширине глаза. Глаза в 2,5 раза длиннее своей наибольшей ширины, слабо сходящиеся к основанию мандибул. Расстояние от вершины глаза до бокового глазка в 1,5 раза превышает расстояние между вершиной глаза и краем темени. Расстояние между средним и боковым глазком равно их диаметру, расстояние между боковым глазком и краем темени превышает этот диаметр. Мандибулы короткие, широкие, двузубые на внешнем углу, прямые по остальной части переднего края; кили хорошо выражены на всем протяжении, сильно сужающиеся в вершинной половине. Нижнечелюстные щупики короткие, два основных членика более толстые, два вершинные тонкие и более короткие, особенно последний. 3-й и 4-й членики нижнегубных щупалец короткие треугольные, сильно суженные к основанию. Наличник заметно выпуклый, вдвое шире своей длины, передний край его широко округлый, закрывающий основание верхней губы. Налобник широкий, прямоугольный. Усики короткие, едва достигающие среднеспинки; рукоять утолщенная, более чем вчетверо длиннее своей ширины; 1-й членик жгутика почти вдвое длиннее своей ширины, вздутый, 2-й едва длиннее своей ширины, наиболее тонкий, 3—8-й значительно шире своей длины, постепенно утолщающиеся и удлиняющиеся к вершине усика, 9-й и 10-й почти равной ширины и длины и 11-й едва длиннее своей ширины. Плечевые бугры переднеспинки довольно широкие, боковые части переднеспинки слабо килеватые. Парапсиды линейные, равны диаметру четырех точек пунктировки среднеспинки. Щитик без боковых зубцов, длинный, почти равный половине длины среднеспинки. Заднеспинка узкая, равная $^1/_3$ длины щитика, почти не вздутая посередине. Горизонтальная часть промежуточного сегмента наклонная, вдвое у́же заднеспинки. Птеростигма очень широкая. Радиальная ячейка *R* короткая, втрое длиннее своей наибольшей ширины

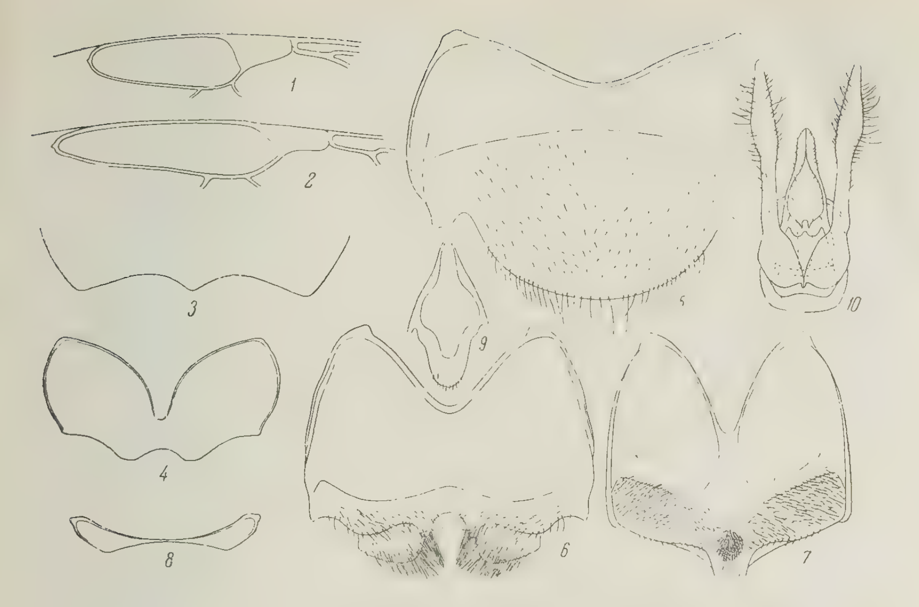


Рис. 2. Protosmia tauricola Popov sp. n., самец и Protosmia paradoxa (Friese), самец (*2*)

1 — птеростигма и радиальная ячейка P. tauricola, *2* — птеростигма и радиальная ячейка P. paradoxa, *3* — VI тергит P. tauricola, *4* — VII тергит, *5* — IV стернит, *6* — V стернит, *7* — VI стернит, *8* — VII стернит, *9* — VIII стернит, *10* — копулятивный орган, дорсально

(рис. 2, *1*), но короче, чем у других видов этого рода (рис. 2, *2*). Тергиты брюшка без концевых вдавлений. Слабо блестящая, в густой и грубой пунктировке. Пунктировка наличника ячеистая, более нежная в вершинной половине. Пунктировка остальных частей головы более грубая, ячеистая, лишь близ боковых глазков более редкая, здесь промежутки между точками иногда равны $1/2$ их диаметра. Пунктировка среднеспинки, щитика и тергитов брюшка ячеистая или почти ячеистая. Пунктировка блестящей заднеспинки неясная, промежуточного сегмента — нежнее, горизонтальная часть срединного поля продольно-ребристая, остальная часть поля блестящая, непунктированная. Края I—V тергитов узко непунктированные, предкраевые части — в более нежной пунктировке. Пунктировка стернитов реже.

Волоски тела белые, редкие и короткие, более густые и длинные на наличнике, темени, по краям капсулы для ротовых органов, переднеспинке и щитике, образующие пятна из полуприлегающих волосков на боках лица, боках среднеспинки, верхних боковых частях промежуточного сегмента, боковых краевых частях I тергита, где эти волоски образуют характерное небольшое белое пятно. Ноги частично в длинных волосках. Волоски внутренней поверхности лапок светло-золотистые. Волоски брюшной щетки длинные, светло-золотистые.

Самец. Длина 4,5—5 *мм*. Подобен самке. Голова явственно шире своей длины. Ширина висков едва шире половины ширины глаза; от основания мандибул на $3/4$ длины висков тянется довольно широкое вдавление. Глаза широкие, немного более или вдвое длиннее своей наибольшей ширины, сильнее сходящиеся к основанию мандибул. Мандибулы более узкие на двузубой вершине. Дистальный членик нижнечелюстных щупиков длиннее предшествующих. Передний край наличника с несколькими небольшими зубцами. Усики длинные, доходящие до крыловых крышечек; рукоять равномерно утолщенная, 1-й членик жгутика вздутый, почти шаровидный, все последующие сильно уплощенные, значительно шире своей длины, посредине удлиняющиеся и расширяющиеся, 12-й заметно длиннее своей ширины, округло расширенный книзу на свободном конце, предыдущие членики также слабо, иногда угловато расширенные по сторонам. Заднеспинка более сильно вздутая посередине. VI тергит (рис. 2, *3*) широкий, с широкими угловатыми боковыми зубцами и небольшим прямоугольным посередине концевого края. VII тергит (рис. 2, *4*) очень короткий, с широкими базальными лопастями, разделенными узкой и глубокой выемкой, концевой край угловатый на боках, округлый, заметно и широко выемчатый посередине. I стернит сильно выпуклый и сильно оттянутый кзади, покрывающий посередине весь II тергит. II стернит глубоко и узко разделенный посередине, каждая половина широко округлая на концевом крае. IV стернит (рис. 2, *5*) очень большой, с небольшими базальными лопастями, почти полукруглым концевым краем, с небольшими прямо обрезанными зубцами по краям; концевая половина равномерно покрыта

короткими и редкими волосками, концевой край несет посередине ресницу из довольно длинных волосков. Базальные лопасти V стернита (рис. 2, *6*) более длинные и широкие, срединный просвет между ними прямоугольно-треугольный; концевая часть сложного строения, коротко волосистая и несет 2 пары лопастей по сторонам от срединной линии, из которых верхние небольшие коротко-пальцевидные, густо покрытые длинными волосками, а нижние — в виде широких, почти прямоугольных, менее сильно хитинизованных пластинок, в дистальной половине покрытых чуть менее густыми и длинными волосками; на внешних углах небольшие острые зубчики, между которыми и верхними лопастями лежат округлые лопасти. VI стернит (рис. 2, *7*) с еще более длинными базальными лопастями, с более глубоким и узким срединным просветом; концевая часть короткая, в довольно густых и коротких волосках, посередине оттянута в почти прямоугольную пластинку, при основании вогнутую и покрытую очень густыми, направленными назад волосками. VII стернит (рис. 2, *8*) сильно редуцирован и представлен в виде небольших, лишенных волосков продолговатых рудиментов, переходящих в очень узкую перепончатую среднюю часть. VIII стернит (рис. 2, *9*) ромбовидный, с неудлиненной базальной лопастью, округлой концевой частью, покрытой дистально короткими и довольно редкими волосками. Базальное кольцо копулятивного органа (рис. 2, *10*) более широкое дорсально. Гонококситы узкие и длинные, слабо расширенные в основании; длина их вместе с неотдиференцированными гоностилями значительно превышает длину сагитт; концевая часть гонококситов несколько уплощена, копьевидно расширена и несет по краям ресницы густых и с наружной стороны очень длинных волосков. Волселлы одночлениковые, широкие, длинные, соединенные друг с другом с помощью слабой перепонки. Сагитты узкие, длинные, суженные к острой вершине, покрытой редкими и короткими волосками; базальные выросты узкие, длинные, почти прямые.

Слабо блестящий, в густой и грубой пунктировке, подобной пунктировке самки. Пунктировка боков среднеспинки заметно реже. Горизонтальная часть промежуточного сегмента слабо ребриста.

Черный. Вершины мандибул, 5—11-й членики жгутика усиков, концевые членики лапок, крыловые крышечки, большинство жилок крыльев, дистальная часть выроста I стернита и широкие перевязи на краевых частях I—V тергитов красноватые. Крылья почти не затемненные на вершине. Шпоры светлые.

Волоски тела белые, густые и длинные, более длинные на мандибулах снизу, на наличнике, налобнике, лице, туловище, боках тергитов и ножках.

Крым: Херсонес, 22 июня 1914 г., 1 ♀ (В. Плигинский); Севастополь, 27 апреля 1914 г. и 22 мая 1908 г., 2 ♂ (В. Плигинский); Мухалатка, 29—30 июня 1900 г., 1 ♀ (В. Агеенко); Бельбек, 15 и 18 мая 1914 г., 2 ♀, 1 ♂, типы (В. Плигинский).

Благодаря небольшой величине вид сходен с недостаточно описанными североафриканскими P. humeralis, P. steloides и P. octomaculata, но хорошо отличается от всех трех отсутствием резко отграниченных светлых пятен на I и III тергитах, а от второго, кроме того, более редкой пунктировкой.

От P. tiflensis, кроме меньшей величины, новоописанный вид отличается более короткой головой почти равной ширины и длины, более короткой радиальной ячейкой, более нежной пунктировкой, а самцы — многими деталями строения VI тергита, стернитов и копулятивного органа.

От самки P. illyrica (Nosk.) самка нового вида отличается более крупной головой равной ширины и длины (у P. illyrica она в 1,5 раза длиннее своей ширины), вдвое более широким ячеисто-пунктированным наличником (который у P. illyrica в 1,5 раза шире своей длины и покрыт значительно более редкой пунктировкой с промежутками между точками до $^1/_2$ их диаметра), более грубой и густой пунктировкой среднеспинки, щитика и тергитов, значительно более крупной птеростигмой и рядом других признаков.

III

Chelostomopsis Ckll. (Raphidostoma Ckll.) — монотипический эндемичный род, распространенный вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки, в Калифорнии, Орегоне и Вашингтоне; два близких оторванных местонахождения известны в Аризоне; особенно обычен и широко распространен Chelostomopsis в Калифорнии (Hurd and Michener, 1955).

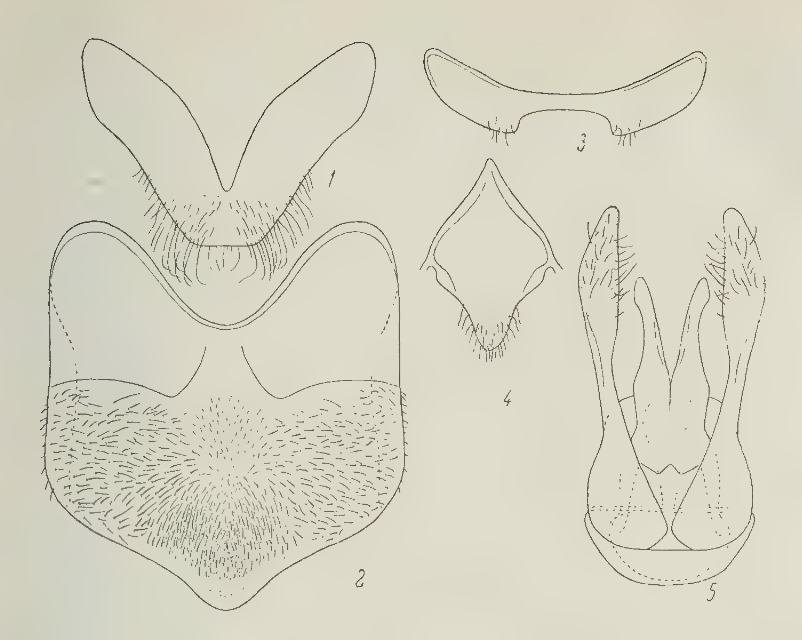


Рис. 3. Chelostomopsis rubifloris (Ckll.), самец
1 — VII тергит, *2* — VI стернит, *3* — VII стернит, *4* — VIII стернит, *5* — копулятивный орган, дорсально

Родственные связи и положение рода среди осмииновых пчел были не ясны. Все американские авторы, отмечая близость Chelostomopsis к голарктическому роду Chelostoma (что подчеркивалось и названием первого), вместе с тем указывали ряд существенных морфологических отличий между ними (Cockerell, 1925, 1936; Michener, 1938, 1941; Hurd and Michener, 1955), в том числе и отличий в копулятивных органах самцов (Cockerell, 1938).

Для сближения Chelostomopsis с родом Chelostoma у американских исследователей были достаточные основания. Сильно вытянутая форма тела, характерная для представителей трибы Heriadini, общий облик насекомого, характерная форма головы и мандибул самки и ряд других признаков, казалось, убедительно свидетельствовали о близких родственных связях между обоими родами. Однако не было обращено достаточного внимания на особенности строения копулятивного органа и, по-видимому, не были затронуты изучением стерниты у самца Chelostomopsis. Между тем строение тех и других почти тождественно у обоих родов и резко отлично от рода Chelostoma. Благодаря любезности проф. Хэрда (P. Hurd, Калифорния) автор имел возможность исследовать 1 ♂ (Chelostomopsis rubifloris (Ckll.) из Маунт Дьябло, Калифорния (П. Хэрд).

VII тергит (рис. 3, *1*) самца Chelostomopsis более длинный, чем у видов Protosmia, благодаря более вытянутым базальным лопастям; концевой край довольно узкий, прямой, округлый по бокам. IV стернит широко округлый по концевому краю, подобный IV стерниту Protosmia, но с почти неразвитыми боковыми зубцами. V стернит с широко округлым концевым краем, широко полукругло вырезанным посередине; угловатые боковые лопасти, образованные этим вырезом, сильно напоминают таковые у Protosmia tauricola, и в то же время густо покрыты толстыми волосками, направленными к средней линии навстречу друг другу и несущими на свободном конце крючковидные, направленные вперед более темные образования, подобные таким же волоскам на концевом крае V стернита у P. tiflensis. VI стернит (рис. 3, *2*) подобен VI

стерниту P. tiflensis, и мелкие отличия, например, в деталях опушения (бо́льшая протяженность опушения) носит не более, чем видовой характер. VII стернит (рис. 3, *3*) идентичен таковому у P. tiflensis. VIII стернит (рис. 3, *4*) того же характера, что и у видов Protosmia. Копулятивный орган самца Chelostomopsis (рис. 3, *5*) идентичен копулятивным органам самцов Protosmia (рис. 1, *8* и 2, *10*), мелкие отличия не превышают видовые среди видов последнего рода. Гонобаза такая же длинная дорсально, очень короткая вентрально. Гонококситы узкие и длинные, заметно расширенные в основании; длина их значительно превышает длину сагитт; концевая часть гонококситов заметно уплощенная, ланцетообразно расширенная, округлая на свободном конце (как это отмечено, например, у P. tauricola), с немногими длинными волосками. Волселлы одночлениковые, широкие и длинные, неотдифеpeнцированные, соединенные друг с другом слабой перепонкой. Сагитты узкие, длинные, суженные к прямому округлому свободному концу, чуть более широкому, чем у видов Protosmia, базальные выросты довольно узкие, длинные и почти прямые.

Вся сумма этих многообразных сходств, иногда даже до мелких деталей, полностью исключает предположение о возможной конвергенции.

Между тем родовые отличия между Chelostomopsis и Protosmia во внешних признаках очень значительны. Большая голова самки Chelostomopsis, с широким наличником, с длинным срединным выростом на переднем крае, очень длинная верхняя губа, длинные своеобразные мандибулы (скорее напоминающие Chelostoma), очень широкие виски, значительное расстояние между боковыми глазками и краем темени (вдвое превышающие расстояние между боковыми глазками), более длинные туловище и брюшко, а также ряд других признаков резко отличают самку Chelostomopsis от самок Protosmia.

Самец Chelostomopsis характеризуется более длинными усиками, более крупной головой, значительно более широкими висками, немного более длинными мандибулами, более длинными туловищем и брюшком, простым I стернитом, лишенным характерного выроста Protosmia, простой формой VI тергита, который у Protosmia очень широк, подогнут вентрально и несет 3 характерных зубца, а также рядом других признаков, которые резко отличают самца Chelostomopsis от самцов Protosmia.

Как уже упоминалось, отличия Chelostomopsis от Chelostoma особенно ярко выражены в строении копулятивных органов и прилегающих к ним стернитов. У Chelostoma V стернит самца всегда несет по концевому краю очень характерную и своеобразную ресницу из очень длинных, щетинистых, волнисто-изогнутых при основании и почти плотно сближенных друг с другом волосков, VI стернит почти всегда лишен волосков, VII стернит характеризуется очень длинными базальными лопастями, VIII стернит прямоугольный, с небольшой базальной лопастью и широким концевым краем с двумя округлыми лопастями. Копулятивный орган характеризуется длинными, слабо изогнутыми гонококситами, угловато расширенными кнаружи или прямыми на дистальном конце, более узкими и длинными сагиттами, менее расширенными в основании.

Хотя более длинная и узкая форма тела с горизонтальным положением заднеспинки и горизонтальной зоной промежуточного сегмента характерна для представителей трибы Heriadini, независимое развитие этих признаков отмечено и для некоторых представителей Osmiini (Michener, 1941) и связано, несомненно, с особенностями их образа жизни. Еще чаще наблюдается независимое, параллельное увеличение головы, сильное развитие наличника, вытягивание мандибул и ряд коррелятивно связанных с этим признаков, свойственных многим пчелиным, в том числе и осмиинам.

Не менее приспособленный характер носят изменения в копулятивных органах и прилегающих к ним стернитах самцов, тем не менее масштабы и значение изменчивости их, в связи с их предельно определенной и единственной специфической функцией, иные. Благодаря ясно выраженным эволюционным процессам упрощения строения копулятивных органов самцов перепончатокрылых вообще и пчелиных в частности, особенности строения и изменчивости копулятивных органов приобретают ведущее значение. При решении редкой альтернативы: чему отдать предпочтение — признакам иных систем или копулятивных органов — предпочтение будет отдано последним. Полное тождество в их строении является безусловным показателем ближайшего филогенетического родства.

Род Protosmia ограничен в распространении пределами Средиземноморья. Таким образом, ареалы двух ближайших родов разделены в настоящую эпоху не только Атлантическим океаном, но и почти всей территорией Северной Америки, свидетельствуя о давности их расхождения. Подобного типа разрывы в ареале оцениваются большинством ботаников и зоологов как верхнемеловые или третичные и связываются с существованием древнего Тетиса. То обстоятельство, что последующая дивергенция предков двух близких родов не затронула строение их копулятивных органов и прилегающих к ним стернитов самца, свидетельствует о ведущей роли географической изоляции в этой дивергенции. Ареал значительно более древнего рода Chelostoma, основное видовое богатство которого сосредоточено в настоящую эпоху в Средиземноморской подобласти, несет также крупные разрывы — обособленные части ареала расположены в Южной Африке и в Тихоокеанской части Северной Америки, где, следовательно, Chelostomopsis и Chelostoma на определенной территории сосуществуют совместно.

Виды Chelostoma и Heriades гнездятся в мертвой древесине, о гнездовании Protosmia сообщалось ранее.

Самцы и самки Chelostomopsis rubifloris были выведены из шишек Pinus attenuata (Hurd and Michener, 1955).

Chelostomopsis и Protosmia — весенние и раннелетние виды, Chelostoma — весенние, раннелетние и летние виды; в северных частях ареала немногие виды Protosmia могут быть также отнесены к летним видам.

Кормовые связи Protosmia исследованы недостаточно; представители его регистрировались, как уже отмечалось, на цветах семейств Ranunculaceae, Boraginaceae, Labiatae и Leguminosae, причем Protosmia чаще встречается на цветах растений двух последних семейств.

Хорошие первичные сведения о посещении цветов Chelostomopsis rubifloris (Ckll.) известны для Калифорнии (Hurd and Michener, 1955), хотя они и лишены указаний на сбор пыльцы. Здесь вид точно зарегистрирован на 38 родах цветковых из 16 семейств, в том числе на представителях тех же четырех семейств, на которых встречены виды Protosmia, и в двух случаях на тех же родах (Salvia, Lotus). Однако политрофизм Chelostomopsis выражен более отчетливо. Из 113 самок, собранных на растениях, 29 (25,6%) собраны на цветах Boraginaceae, 22 (19,4%) на Hydrophyllaceae, по 14 (12,3%) на цветах Labiatae и Leguminosae и 12 (10,6%) на цветах Compositae, на представителях остальных 11 семейств самки отмечались лишь единично. Самцы, наоборот, в наиболее значительном количестве отмечены на Ericaceae (Arctostaphylos), затем на Boraginaceae, Hydrophyllaceae, Labiatae, Scrophulariaceae и почти не встречались на Leguminosae.

Как ни скромны приведенные сведения, как ни относительны исчисленные проценты, они позволяют считать те семейства цветковых, на которых встречены в небольших количествах оба пола, основными. Здесь важно отметить, что ими являются Labiatae и Boraginaceae, что

в общем пищевая специализация двух близких родов — Protosmia и Chelostomopsis в принципе почти одинакова.

Виды Chelostoma предпочтительно посещают и собирают пыльцу с цветов Campanulaceae, в меньшей степени — с цветов других семейств, хотя и встречаются на многих. Северо-американские виды Chelostoma полностью перешли на сбор пыльцы с цветов Hydrophyllaceae, эндемичного американского семейства, в то время как у Chelostomopsis процент посещения самками цветов Hydrophyllaceae не превышает 19,4.

На современной предварительной стадии изученности можно считать, что основой эволюции, родовой дивергенции Heriades, Protosmia и Chelostomopsis являлся переход к иным условиям гнездования, вызванным, вероятно, возрастающей ксерофизацией.

Филогенетическая близость Chelostomopsis и Protosmia — доказательство того, что предки Protosmia обладали более вытянутым телом и что более широкая и короткая форма тела Protosmia обязана своим происхождением переходу к гнездованию в более широких полостях, образованных раковинами наземных моллюсков.

ЛИТЕРАТУРА

Попов В. В., 1952. О сопряженных видах Tridentosmia Schmied. (Hymenoptera, Megachilidae) — опылителях маревых, Зоол. ж., т. XXXI, вып. 2.— 1952а. Пчелиные опылители маревых, Зоол. ж., т. XXXI, вып. 4.— 1954. О географическом распространении и эволюции пчелиных подрода Erythrosmia Schmied. (Hymenoptera, Megachilidae), Зоол. ж., т. XXXIII, вып. 2.

Cockerell T. D. A., 1925. Bees in the Collection of the California Academy of Science, Proc. Calif. Acad. Sci., (4), 14.— 1936. Bees from Northern California, Pan-Pacif. Entomol., 12.— 1938. Bees Collected by Mr. and Mrs. J. S. Sperry and Mr. R. H. Andrews in Arizona, Bull. Soc. Calif. Acad. Sci., 36.

Ducke A., 1897. Aufzählung der bei Triest im Jahre 1896 von mir gesammelten Osmia-Arten und Beschreibung einer neuen Art, Entomol. Nachr., 23, Nr. 3.— 1900. Die Bienengattung Osmia Panz., Ber. naturw.-med. Vereines in Innsbruck, XXV.

Ferton Ch., 1894. Seconde note sur les moeurs de quelques Hyménoptères du genre Osmia Panzer principalement de la Provence, Act. Soc. Linn. de Bordeaux, XLVII.— 1909. Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères melliféres et ravisseur, 4-e Ser., Ann. Soc. Entomol. France, LXXVII.

Friese H., 1911. Apidae I. Megachilinae. Das Tierreich, 28.— 1923. Die europäischen Bienen (Apidae), Berlin und Leipzig.

Giraud J., 1871. Miscellanées hyménoptères, Ann. Soc. Entomol. France, 1.

Hurd P. D. Jr. and Michener Ch. D., 1955. The Megachiline Bees of California (Hymenoptera: Megachilidae), Bull. Calif. Ins. Survey, 3.

Malyschev S. I., 1937. Lebensgeschichte der Osmien (Osmia Latr.) (Hymen. Apoidea), Zool. Jahrb., Syst., 69, 2.

Mavromoustakis G. A., 1950. On the Bees (Hymenoptera, Apoidea) of Cyprus, Pt. II, Ann. Mag. Nat. Hist., (12), IV.— 1958. The Bees (Hymenoptera, Apoidea) of Attica (Greece), Ann. Mag. Nat. Hist., (13), 1.

Michener Ch. D., 1938. The Bees of the Genera Chelostomopsis, Formicapis, Robertsonella and Prochelostoma (Hymen.: Megachilidae), Entomol. News, XLIX.— 1941. A Generic Revision of the American Osmiinae with Descriptive Notes on Old World Genera (Hymenoptera, Megachilidae), Amer. Midland Nat., 26, No. 1.— 1943. The American Bees of the Genus Anthocopa with Notes on Old World Subgenera (Hymenoptera, Megachilidae), Ann. Entomol. Soc. Amer., XXXVI, No. 1.— 1944. Comparative External Morphology, Phylogeny, and a Classification of the Bees (Hymenoptera), Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 82, 6.

Pittioni B., 1950. On the Fauna of Cyprus, Results of the Expedition of 1939 by Harald, Hakan and P. H. Lindberg, Comment.-Biol. Soc. Scient. Fennica, X, 12.

Saunders E., 1908. Hymenoptera aculeata Collected in Algeria by the Rev. A. E. Eaton and the Rev. Francis David Morice, P. III, Anthophila. Trans. Entomol. Soc. London, II.

ON THE EVOLUTION OF BEE-GENERA PROTOSMIA DUCKE AND CHELOSTOMOPSIS CKLL. (HYMENOPTERA, MEGACHILIDAE)

V. V. POPOV

Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences (Leningrad)

Summary

On the basis of some morphological and biological peculiarities and geographical distribution the author regards Protosmia as an independent genus and not as a subgenus of the genus Heriades. Taking into consideration autochtonous origin of many Osmiini groups in the Old World, and in particular in the Mediterranean sub-region, preservation of several endemic and ancient genera and groups of species may be expected to occur here. One of such endemic genera is the genus Protosmia, a possible derivative of Heriades ancestors, which builds its nest in empty shells of terrestrial molluscs and which due to this fact has lost a number of adaptive characters intrinsic to Heriades in connection to their nesting in the branches and wood of plants. Prolonged independent evolution of Heriades and Protosmia is evident. It is evidenced also by close relation between mediterranean Protosmia and Californian genus Chelostomopsis indistinguishable by the structure of male copulative organ from that of Protosmia males. Such breaks in the range of two closely related genera are regarded by the majority of zoologists and botanists as Upper-Cretaceous or Tertiary, due, probably, to the existences of the Tetis coast.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 3

ЗАКОНОМЕРНОСТИ АБЕРРАТИВНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РИСУНКА НАДКРЫЛИЙ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ

Н. Н. ФИЛИППОВ

(Москва)

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Среди различных форм изменчивости необходимо выделить как особый ее вид аберративную изменчивость. Следует отметить, что до настоящего времени нет не только четкого определения понятия «аберрация», но нет даже единообразного взгляда на то, что представляет собой аберрация.

В свое время наиболее подробные классификации низших таксономических единиц были даны А. П. Семеновым-Тян-Шанским (1910) и В. Л. Бианки (1916). Из положений А. П. Семенова-Тян-Шанского вытекало, что аберрации являются «случайным отклонением» от нормы, зависящим «...в большинстве случаев от случайных явлений». В. Л. Бианки понимал под аберрацией только редкое, случайное и ненормальное отклонение от типичной формы.

Так называемая «типичная форма» систематиков представляла собой лишь случайный экземпляр, первым попавший в руки автора при описании вида. Отсюда получалось, что аберрация принималась как случайное отклонение от случайно описанной «типичной формы».

Несмотря на то, что определения, данные А. П. Семеновым-Тян-Шанским и В. Л. Бианки, очень устарели и это явление фактически теперь никем так не понимается, нового определения понятия «аберрация» в нашей литературе нет.

Кроме того, нет единообразия в номенклатуре интересующей нас изменчивости. Некоторые авторы (Д. А. Оглоблин, С. И. Медведев) употребляют только термин «аберрация», другие (Н. Н. Плавильщиков, А. А. Рихтер) признают аберрации и как более высокие категории — морфы. Майр, Линсли и Юзингер именуют их индивидуальными вариантами (=внутрипопуляционными вариантами). В каталогах Юнка и Винклера имеются и аберрации и вариации, причем последнее обозначение обычно применяется к более высокой таксономической категории — географической расе или подвиду. Ботаники употребляют только понятие вариации. Мы сохраняем наименование «аберрация», так как оно, хотя и имеет значительные недостатки, наиболее прочно укоренилось среди энтомологов.

Теоретическое значение аберративной изменчивости. Проблема эволюции рисунка чешуекрылых была блестяще разработана Б. Н. Шванвичем (1956 и др.). Мы в данной работе рассматриваем лишь аберративную изменчивость жуков и только рисунок их надкрылий.

Надо твердо установить, что специфическая особенность аберраций — их качественный характер. Этим мы хотим подчеркнуть, что аберративная изменчивость является обязательно прерывистой. Фактически ее в настоящее время большинство авторов так и понимает. Возьмем самый простой случай. На надкрылье имеется всего одно пятно. Это — определенная аберрация. Местонахождение каждого пятна всегда строго определенно. Новой формы рисунка и новой аберрации не появится от того, что пятно будет увеличиваться в размере.

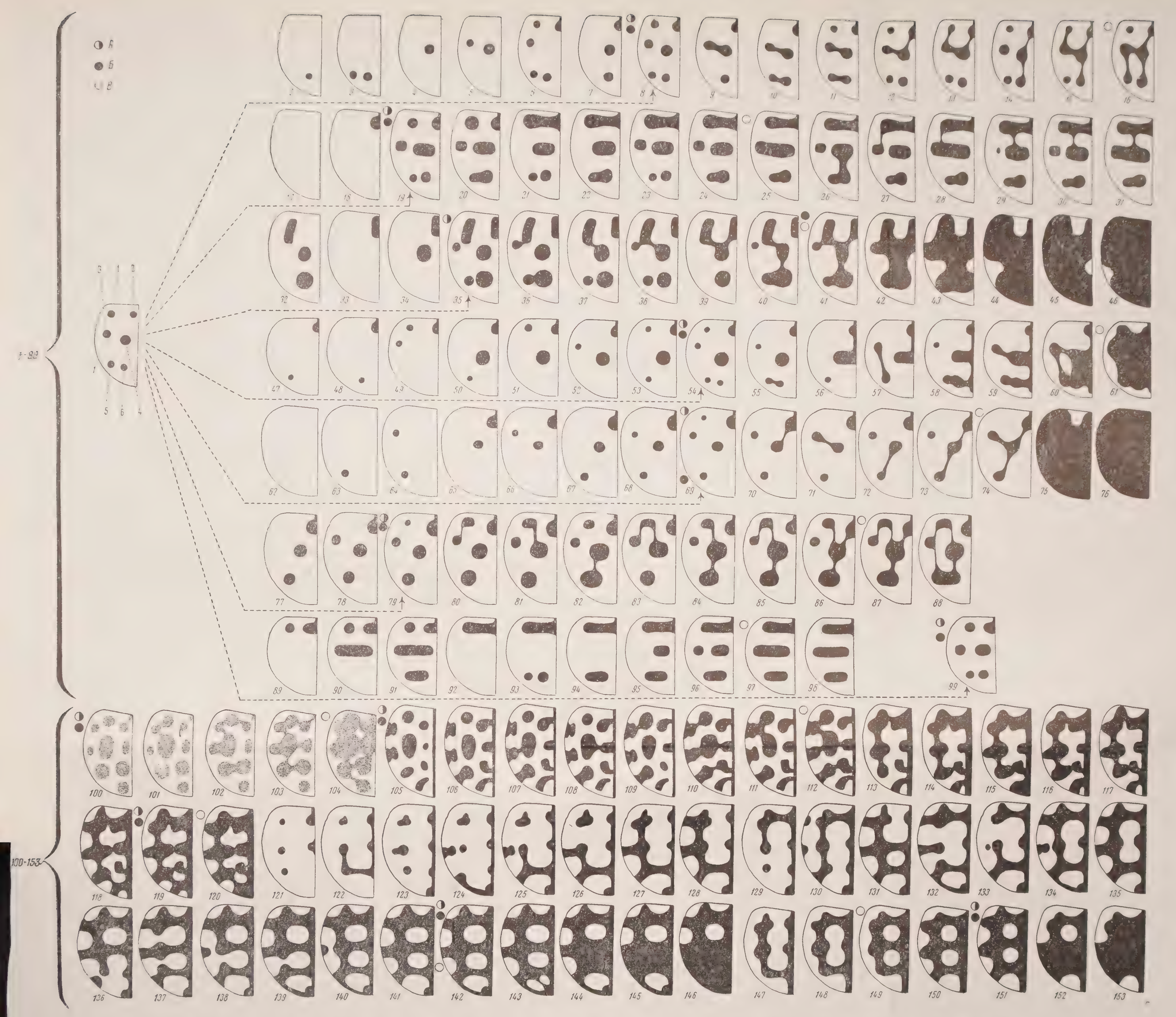


Рис. 1.

Фигура слева: *1—6*—порядковые номера пятен на надкрыльях исходной формы рода. *1—99*—Coccinella L.; *100—153*—Coccinula Dobzh.; *1*—исходная форма рода, *2—16*—C. 11-punctata L., *17—31*—C. transversoguttata Fald., *32—46*—C. hieroglyphica L., *47—61*—C. 5-punctata L., *62—76*—C. 7-punctata L., *77—88*—C. distincta Fald., *89—99*—C. trifasciata L., *100—153*—Coccinula Dobzh., *100—104*—C. elegantula Ws., *105—120*—C. redimita Ws., *105—112*—subsp. principalis Ws., *113—120*—subsp. redimita Ws., *121—146*—C. 14-pustulata L., *147—153*—C. sinuatomarginata Fald., *А*—тип количества и расположения пятен, *Б*—исходная форма, *В*—характеризующий рисунок

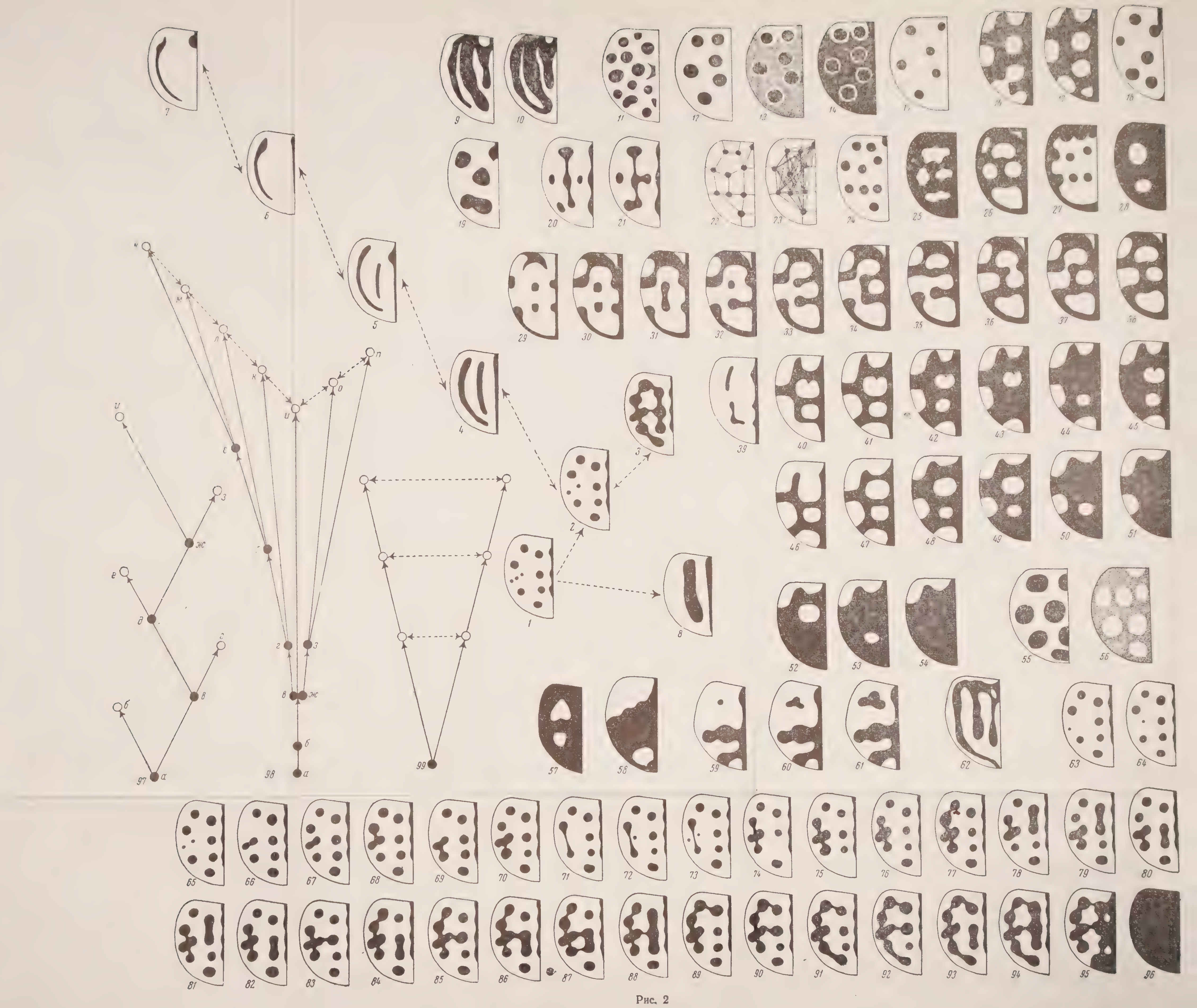


Рис. 2

1—8—развитие рисунков видов Tytthaspis Cr.: *1*—исходная форма рода, *2*—исходная форма T. 16—punctata L.; *3—9*—характеризующие соединения; *3*—T. 16-punctata L., *4*—T. phalerata Costa, *5*—T. genistae Woll., *6*—T. lineola Gebl., *7*—T. weisei Ryb., *8*—T. trilineata Ws., *9—10*—Neomysia gebleri Cr.; *11—15*—Epilachna Redtb.: *11*—E. 23-maculata Motsch., *12—14*—E. chrysomelina F.: *12*—наиболее ослабленная форма, *13*—аберрация reticulata Ol., *14*—аберрация limbicollis Sic. (наиболее усиленная форма), *15*—E. argus Geoffr., *16—18*—Semiadalia Cr.: *16—17*—S. schneideri Ws., 16—аберрация anticedisjuncta N. F., *17*— исходная форма, *18*—S. apicalis Ws., *19*—Miliziella turkestanica Sem. et Dobzh., *20—21*—Adalia conglomerata L., *22—38*—Leis axyridis Pall., *22*—схема присущих виду соединений пятен, *23*—схема соединения пятна с любым другим, *24*—аберрация группы 19-signata Fald., *25*—аберрация группы Faldermanni N. F., *26*—аберрация группы axyridis Pall., *27*—аберрация группы aulica Fald., *28*—аберрация группы spectabilis Fald. *29*—наиболее ослабленный рисунок аберраций группы axyridis Pall., *30—38*—один из рядов аберраций группы axyridis Pall., *39—45*—Synharmonia lyncea Ol., *39—41*—subsp. lyncea Ol., *42—45*—subsp. agnata Rosh., *46—54*—S. oncina Ol, *46—48*—subsp. oncina Ol., *49—54*—subsp. addicta Mls., *55—56*—Calvia Mls.: *55*—C. 12-maculata Gebl., *56*—C. 14-guttata L., *57*—Adalia ronina Lew., *58*—Coccinula crotchi Lew., *59—61*—Coccinella repanda Thnb., *62*—Anatis ocellata L., *63—96*—Tytthaspis 16-punctata L.. *97—99*—схемы развития рисунков: *97*—схема последовательного развития рисунка L. axyridis Pall., *а*—исходная форма вида, *б*—аберрации группы 19-signata Fald., *в*—исходная форма группы axyridis Pall., *г*—аберрации группы Faldermanni N. F., *д*—исходная форма группы aulica Fald., *е*—аберрации группы axyridis Pall., *ж*—исходная форма группы spectabilis Fald., *з*—аберрации группы aulica Fald., *и*—аберрации группы spectabilis Fald., *98*—схема ступенчатого развития рисунка Tytthaspis Cr.: *а*—исходная форма рода, *б*—исходная форма T. 16-punctata L., *в*—исходная форма T. phalerata Costa, *г*—исходная форма T. genistae Woll., *д*—исходная форма T. lineola Gebl., *е*—исходная форма T. weisei Ryb., *ж*—исходная форма T. trilineata Ws. *з*—исходная форма T. univittata Hope, *и—п*—характеризующие соединения видов: *и*—T. 16-punctata L., *к*—T. phalerata Costa, *л*—T. genistae Woll., *м*—T. lineola Gebl.: *н*—T. weisei Ryb., о—tritineata Ws. *п*—T. univittata Hope, *99*—схема простого расщепления рисунка

Но вот происходит скачкообразное изменение — появляется новое, второе, пятно. Это и будет новая аберрация. Пятна могут увеличиваться или уменьшаться в размере, но от этого скачка еще не будет. Пока не появится новое пятно или не исчезнет старое, новой аберрации нет. Может быть и другой путь появления аберрации. Допустим, что пятна увеличиваются в размере, и поэтому расстояние между ними уменьшается, пока, наконец, они не объединятся в одно целое. Тогда опять-таки появится новая аберрация (рис. 1, *2—16*).

Каждому виду свойственны свои аберрации, свой характер развития рисунка. Возьмем для примера два вида рода Coccinella L.— C. distincta Fald. и C. trifasciata L. У исходных форм[1] обоих видов количество и расположение пятен почти одинаковы (рис. 1, *79*, *99*). Развитие рисунка обоих видов идет за счет соединения пятен друг с другом. У C. distincta Fald. имеются случаи соединения пятна 1 с пятном 3, пятна 1 с пятном 4, пятна 4 с пятном 5, далее соединение пятна 1 с пятном 4, при одновременном соединении последнего с пятном 5; наконец, возможно соединение всех этих пятен в одно целое, как указано на рис. 1, *87*, *88*. У C. trifasciata L. имеются случаи соединения пятна 1 с пятном 2, пятна 3 с пятном 4, пятна 5 с пятном 6, далее комбинации этих соединений и, наконец, форма, изображенная на рис. 1, *97*. Но ни у одного из обоих видов нет форм соединения пятен, свойственных другому виду.

Количество и расположение пятен у Leis axyridis Pall. показано на рис. 2, *22*. Если следовать определению аберрации как случайного отклонения (или как индивидуального отклонения), то не только любое из изображенных пятен могло бы иметь соединение с любым другим, но появлялись бы пятна и в других местах. Однако это не так. Нет и быть не может формы с пятнами на других местах или с каким-то соединением, не указанным на рис. 2, *22*.

Каждому виду свойствен определенный тип количества пятен и их расположения. Каждое пятно имеет определенные пятна-партнеры, с которыми оно может соединяться. В то же время многие, казалось бы, возможные соединения у данного вида никогда не встречаются (рис. 2, *23*). В общем проще указать все допустимые, закономерные для него соединения (рис. 2, *22*). Таким образом, мы видим, что каждому виду свойствен не только определенный тип количества и расположения пятен, но и свой характер развития рисунка, его изменчивости (рис. 1 и 2).

Развитие рисунка у каждого вида подчиняется специфическим закономерностям. Исследование рисунка нельзя оторвать от изучения вида, рода и т. д., так как без него характеристики этих категорий будут неполны. Аберрации дают ключ к пониманию путей развития рисунка.

Значение рисунка для диагностики. Установление характера видового рисунка дает более полное представление о виде и значительно расширяет методы диагностики. Оно же, в свою очередь, благодаря строгой закономерности рисунка дает возможность проверять правильность определения видов и отнесения их к высшим группам.

Только недоучетом аберраций следует объяснить нередкие в систематике случаи, когда один и тот же вид описывается неоднократно, притом иногда одним и тем же автором, по разным аберрациям. Например, Subcoccinella 24=punctata L. была описана Линнеем четыре раза. Кроме того, еще два автора описали ее по другим аберрациям.

Нужно учитывать также, что очень часто у вида обычны именно аберрации, а не так называемая типичная форма — точнее номинальная; последняя подчас бывает даже редка. Между тем нередко при-

[1] Это понятие далее будет разобрано подробно.

ходится определять виды по незначительному обломку надкрылий (например, при определении остатков из желудка различных животных). Без знания аберраций этого часто сделать нельзя.

Систематики обычно недооценивают рисунок, считая его признаком варьирующим и потому ненадежным. В действительности же рисунок дает вполне надежные критерии как видовые, так и родовые. Изменчивость рисунка — бесспорный факт, но она подчинена определенным законам; это обстоятельство как раз и делает рисунок очень важным таксономическим критерием. Зная пути развития рисунка, можно установить видовую принадлежность любой, даже наиболее резко отклонившейся по внешности особи данного вида (рис. 1 и 2).

Насколько важно знание рисунка, видно также из того, что фактически систематики, занимающиеся жуками с хорошо развитым рисунком (Coccinellidae, Cerambycidae, Mylabris F.), при определении вида обычно используют не строение различных частей тела, а только рисунок.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Вопросами аберративной изменчивости мы занимаемся с 1925 г. За это время мы много раз посещали различные районы СССР, начиная на севере с Мурманска. Неоднократно производили сборы в Крыму и на Кавказе, в Средней Азии: под Ташкентом, Ашхабадом, Термезом, Сталинабадом, Керками, Мары, Чарджоу, в разных районах Ферганской обл., на горах Западного и Южного Тянь-Шаня и Ташкентского Алатау. В течение 3 лет делались сборы в различных местах Читинской обл., а также на Алтае и на побережье Иртыша. Неоднократно мы бывали на территории Приморского края. Мы обследовали разные районы Южного Сахалина и все Южно-Курильские о-ва (Кунашир, Сикотан, Зеленый и Юрий). В течение 10 лет мы систематически собирали насекомых во всех частях Европы, а также в Египте, Йемене, Саудовской Аравии, Эритрее, Судане, Сирии, в большинстве районов Турции, в Иране, Афганистане, Корее, Китае, Японии и в США (включая Флориду).

Во всех перечисленных местах мы добывали в значительных количествах представителей Coccinellidae и Cerambycidae. Так, E. 28=maculata Motsch. из Южного Сахалина и L. axyridis Pall. из Приморья мы каждый раз собирали по несколько килограммов. 5-килограммовая банка с E. 28=maculata Motsch. была нам любезно предоставлена научным работником Сахалинского филиала Академии наук СССР Г. В. Гусевым. Большие сборы удалось произвести на горах Западного Тянь-Шаня, в особенности на Cirsium turkestanicum — нескольких видов Adalia Mls., Semiadalia Cr., а также Adonia variegata Goeze. В некоторые дни мы собирали их более чем по 10 000 экз. Очень значительны были сборы разных видов Mylabris F. (Meloidae) в горах под Сталинабадом. Были дни, когда их можно было собирать более чем по килограмму.

Такие обильные материалы совершенно необходимы, так как у многих видов рисунок очень изменчив. Например, S. 24=punctata L. известна нам в 3038 аберрациях, а L. axyridis Pall.— в 1068. Некоторые аберрации встречаются очень редко. Поэтому, чтобы иметь полное представление об аберративной изменчивости, надо делать массовые сборы. После того как общая закономерность бывала установлена, каждая новая аберрация служила нам подтверждением правильности этих закономерностей. А отсутствие аберраций, опровергающих их, при наличии такого большого количества аберраций и экземпляров каждой из них, еще более укрепляло достоверность выводов.

Помимо описанного, нам были любезно предоставлены для просмотра материалы по Coccinellidae, Cerambycidae и Mylabris F. следующими музеями: музеем Зоологического института АН СССР, Зоологическим институтом Сахалинского филиала АН СССР, Зоологическим музеем Московского университета, краеведческими музеями Ташкента, Читы, Кызыла и Владивостока, а из числа зарубежных — Лондонским, Парижским, Берлинским, Венским и Пражским, а также музеем в г. Анкаре (Турция). Дирекциям всех перечисленных музеев приношу свою искреннюю благодарность.

Рисунки элитр и копулятивных аппаратов делались при помощи рисовального аппарата.

СТРУКТУРА РИСУНКА

Общее понятие о рисунке. Необходимо отметить, что пока еще нет общего взгляда на то, что представляет собой рисунок, а что — основной фон. Очень часто тот или иной автор разрешает этот вопрос так, как он в данном случае считает более удобным для себя. Поэтому

получается путаница в понятиях фона и рисунка. Некоторые считают фоном то, что занимает большее место, а рисунком — меньшее. Это — ошибочное представление. Рисунок, разрастаясь, будет покрывать, конечно, все бóльшую и бóльшую часть элитр, но от этого он не перестанет быть рисунком и не превратится в основной фон. В действительности, у всех жуков основной фон светлый, а рисунок темный (рис. 1).

Истощение рисунка. Одной из наиболее интересных и важных для понимания рисунка и его развития является закономерность истощения рисунка, установленная нами методом морфологических рядов. Заключается она в том, что под влиянием каких-то причин все части рисунка или лишь какая-то из них начинают редуцироваться: перевязи становятся все у́же и у́же, а пятна — все мельче и мельче (рис. 2, *17*, *16*). Соединения пятен, уменьшаясь в размере, принимают форму, полностью обрисовывающую наружные границы вошедших в соединение пятен. При дальнейшем истощении пя́тна, достигнув обычного для данного вида размера, больше уже не уменьшаются как таковые, а происходит распад перемычек. Конечный этап данного процесса выражается в том, что из объединенного пятна (если оно не является стойким) выделяются входившие прежде в него пятна (рис. 2, *37*, *38*).

Эта закономерность облегчает понимание многих других закономерностей, связанных с развитием рисунка, например, направление его развития. Благодаря данной закономерности можно выяснить также, в каком состоянии находятся компоненты рисунка — в стадии усиления или ослабления. Она же разрешает вопрос о том, происходит ли образование перевязи или распад ее и т. д.

Типы пятен и просветы. Пятно — основной элемент рисунка. Это обычно более или менее округлое образование, имеющее хотя бы несколько более темную окраску, чем основной фон. У некоторых аберраций их бывает по одному, по два (рис. 1, *2—5*, *18*, *34* и др.), у других — большее количество (рис. 1, *6—8*, *19—24*, *35*, *53*, *54*, *68*, *69*, *77—79*, *90*).

Так называемые светлые пятна, имеющиеся, например, у Coccinula 14=pustulata L. (рис. 1, *142*), являются не пятнами, а просветами основного фона, и это наименование мы за ними и оставляем. Просветы образуются при слиянии обычных пятен. Последнее наглядно видно при изучении аберраций Coccinula redimita Ws. (рис. 1, *105—120*). Смешение пятен и просветов приводит к очень серьезным ошибкам, так как местам, на которых находятся или могут находиться пятна, свойственны такие особенности, которых не бывает у просветов, и наоборот [2].

Пятна качественно различны. Одни из них простые, другие — сложные. Первые состоят из одного исходного пятна, а вторые из нескольких. От того, сколько исходных пятен приняло участие в образовании сложного пятна, зависит количество допустимых у него соединений с другими пятнами. Простое пятно может иметь только по одному соединению с пятнами, находящимися над ним и под ним, а также с той и другой стороны от него. Количество соединений у сложных пятен не может быть больше количества вошедших в него простых пятен.

Сложные пятна бывают как нестойкими, так и стойкими. Нестойкие при истощении рисунка распадаются на составляющие их исходные пятна. Стойкие не распадаются никогда. У них при истощении рисун-

---

[2] Подобную путаницу допустил А. И. Крыльцов (1956) и поэтому пришел к совершенно неверным выводам о зависимости рисунка от окраски основного фона.

ка происходит постепенное уменьшение размера даже после того, как величина данного пятна сравняется с величиной расстояния между центрами вошедших в него пятен. Затем, постепенно уменьшаясь, оно становится совсем маленьким, и, наконец, исчезает. Таким образом, это пятно изменяется как обычное простое пятно. Такие пятна свойственны, например, C. 14=pustulata L. (рис. 1, *126—121*) [3]. Процесс превращения их хорошо виден у аберраций Coccinella repanda Thnl. (рис. 2, *59—61*). Нестойкие пятна обычны для видов с относительно примитивным рисунком, а стойкие — со специализованным.

Помимо этого, пятна бывают первичными или вторичными. Первичными мы называем такие, которые характерны для аберраций с наиболее примитивным рисунком. Эти пятна еще не вступали в соединения с другими пятнами. Они свойственны таким рисункам, развитие которых происходит либо за счет постепенного исчезновения изолированных пятен (L. axyridis Pall., аберрации группы 19=signata Fald., рис. 2, *24*), либо за счет соединения между собой бывших ранее в изолированном состоянии пятен (аберрации группы faldermanni N. F. этого же вида, рис. 2, *25*).

Вторичные пятна появляются в результате распада ранее существовавшего соединения. Они свойственны, например, аберрациям группы axyridis Pall. (рис. 2, *26*, *29—38*). Выяснение первичности или вторичности пятен важно для установления направления развития рисунка.

Типы соединения пятен. В процессе развития рисунка пятна могут соединяться между собой. Основная закономерность здесь заключается в том, что пятно может соединяться не с любым другим, а только с некоторыми, так называемыми пятнами-партнерами. Пятна разных рядов, если между ними находится еще ряд пятен, могут соединяться между собой только через них (см. соединения пятен у видов Coccinula Dobzh., рис. 1, *100—153*, L. axyridis Pall., рис. 2, *22*, Tytthaspis 16=punctata L., рис. 2, *65—95*).

Соединения бывают либо непосредственными, либо опосредствованными. Первые происходят только между двумя ближайшими пятнами, без участия при этом третьего пятна (рис. 1, *9—11*). Опосредствованные соединения между пятнами происходят через какое-то третье пятно. Например, у L. axyridis Pall. непосредственными являются соединения: пятна 1 с пятном 2 или 4, пятна 2 с пятном 1, 3 или 6; пятна 3 с пятном 2 или 6, пятна 4 с пятном 1, 5 или 7 и др. Примеры опосредствованных соединений: пятна 1 с пятном 3, так как оно происходит через пятно 2, пятна 5 с пятном 1, так как оно происходит через пятно 4 или через пятна 6 и 2 и др. (рис. 2, *22*).

Мы выделяем еще одну форму соединения пятен — прямое. Здесь в одно соединение включаются несколько, а иногда и все пятна одного и того же ряда. Такое соединение свойственно видам Neomysia gebleri Cr. (рис. 2, *9*, *10*), Tytthaspis Cr., Anatis ocellata L. (рис. 2, *1—8*, *62*) и многим другим.

Соединения между пятнами происходят одним из трех следующих способов. Первый способ — сращение пятен. При этом соединении хорошо обрисовываются все входящие в него пятна. Оно характерно для аберраций группы faldermanni N. F. (L. axylidis Pall.), T. 16=punctata L. и других (рис. 2, *25*, *66—94*). Соединения этого типа свойственны относительно примитивным рисункам.

Второй способ — простое слияние. В него включаются пятна одного продольного или поперечного ряда. В отличие от первого типа,

[3] В данном случае надо рассматривать аберрации не от № *121* до *126*, а в обратном порядке, т. е. от *126* до *121*, ибо развитие рисунка здесь идет от формы, изображенной на рис. 1, *142*, в двух направлениях: от *142* до *121* и от него же — до *146*.

контуры слияния столь сглажены, что края пятен не обрисовываются, и поэтому невозможно, только посмотрев на соединение, установить, из какого количества пятен оно образовано. Таковы соединения у аберраций группы axyridis Pall. (L. axyridis Pall.), Tytthaspis phalerata Costa, T. genistae Woll., T. lineola Gebl., T. weisei Ryb., Anatis ocellata L. (рис. 2, *4—7*, *26*, *30—38*, *62*).

Третий способ — полное слияние. В такое слияние включаются не только пятна нескольких рядов, но и промежутки между ними. Сюда относятся некоторые аберрации Coccinella L., Coccinula Dobzh., L. axyridis Pall. и др. (рис. 1, *42—46*, *61*, *152*, *153*, рис. 2, *28*, *49—54*).

Наконец, соединения различаются еще по месту, через которое происходит соприкосновение между пятнами. Например, у C. distincta Fald. соединения пятна 1 первого поперечного ряда с пятнами второго ряда происходят обязательно по краям этого пятна (рис. 1, *80 –88*). У некоторых аберраций Adalia conglomerata L. соединения бывают через центр пятна, а у других ближе к какому-нибудь краю (рис. 2, *20*, *21*). По данному признаку соединения делятся на центральные и эксцентрические.

Любое из перечисленных выше соединений пятен неоднородно по составу. В соединения включаются, во-первых, пятна, между которыми происходит соединение, а во-вторых, перемычки, при помощи которых пятна соединяются между собой. Неоднородность состава соединения проявляется во многих особенностях. Так, распад соединения может происходить только в местах перемычек, а не пятен. Соединения между двумя пятнами могут совершаться только через места нахождения пятен, а не в местах перемычек. Эти закономерности дают возможность устанавливать количество пятен в поперечных рядах, что очень важно при разрешении вопроса о связи рисунков с жилкованием элитр.

Исчезновение пятен и перевязей, распад соединений. Развитие рисунка может происходить и за счет исчезновения пятен и перевязей, а также из-за распада соединений на части. Исчезновение пятен и перевязей включает два типа — полный и частичный. При полном исчезновении от пятна или перевязи по завершении этого явления не остается следов. Процесс этот обычно происходит постепенно: пятна уменьшаются в размере, теряют четкость очертаний своих границ, края их становятся как бы размытыми, и наконец, пятно исчезает. Этот тип исчезновения пятен и перевязей характерен для аберраций группы 19=signata Fald. (L. axyridis Pall.), для слияния пятен у аберрации reticulata Ol. (Epilachna chrysomelina F.), а также для многих аберраций Coccinella L. (рис. 1).

Под частичным исчезновением мы подразумеваем постепенное посветление тона пятна или перевязи, при котором они становятся более светлыми, иногда лишь незначительно отличаясь от фона надкрылий. Такое исчезновение присуще рисунку многих видов. Иногда оно бывает только у отдельных аберраций, но нередки случаи, когда такая окраска встречается у целых групп их (Adalia 10=punctata L.) или даже у всех аберраций вида (Coccinula elegantula Ws.) (рис. 1, *100—104*). Если у вида есть аберрации и с обычной окраской, то аберрации с ослабленной никогда не имеют своего рисунка, а лишь повторяют некоторые рисунки аберраций с черной окраской.

Распад соединения происходит в тех местах, где находились перемычки. При распаде сложное пятно разбивается максимум на количество входивших в него пятен. Появляющиеся пятна не всегда бывают простыми; очень часто они сложные. Распад соединений свойствен большому количеству рисунков разных видов: C. 14=pustulata L., аберрациям группы axyridis Pall. (L. axyridis Pall.) и многим другим (рис. 1, *121—126*, рис. 2, *30—38*).

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ РИСУНКА

Общие положения. Под видовым рисунком мы подразумеваем не рисунок какой-либо отдельной аберрации, а весь комплекс рисунков аберраций, присущих данному виду. Поэтому чем лучше изучены аберрации какого-либо вида, тем более полное понятие имеется о его рисунке. Подобным же образом, родовой рисунок есть комплекс рисунков всех видов данного рода. Включение в родовой рисунок каждого видового столь же законно, как и включение рисунка любой аберрации в соответствующий видовой. Несоответствие какого-то видового рисунка родовому показывает, что этот вид не относится к данному роду. В основе любых рисунков лежит определенный тип количества и расположения пятен, свойственный именно данному виду (роду).

Исходная форма рисунка. Одной из основных закономерностей развития рисунка является наличие исходной формы его. Все аберрации любого вида могут быть выведены из какой-то одной определенной формы рисунка, причем у большинства видов известны аберрации, совпадающие с ней. Все остальные аберрации отражают лишь этапы развивающегося рисунка, идущего от исходной формы либо в направлении усиления, либо в направлении ослабления, а иногда и в том и другом одновременно.

Исходная форма рода отражает все видовые исходные формы данного рода (рис. 1, *1*). Исходная же форма вида (рис. 1, *8*, *19*, *41*, *54*, *69*, *79*, *99*), обладая основными чертами рода, вместе с тем отражает и характерные особенности данного вида. Видовая исходная форма рисунка может быть выявлена лишь при наличии подавляющего большинства аберраций, притом не только данного вида, но и всех остальных видов, входящих в этот род. Только при этих условиях может быть установлено количество свойственных исходной форме вида пятен и их расположение, а также выяснено, являются ли пятна изолированными, или же некоторые из них представляют собой стойкое слияние нескольких пятен.

В некоторых случаях видовая исходная форма отвечает типу количества и расположения пятен. Таковы исходные формы большинства видов Coccinella L.; лишь у C. hieroglyphica L. исходная форма не соответствует этому типу (рис. 1, *8*, *19*, *54*, *69*, *79*, *99* и *35*) [4]. Место исходной формы в ряду аберраций определяется ее содержанием; поэтому она может находиться в начале, в конце или где-то посередине ряда аберраций. Объясняется это тем, что в одну сторону от нее располагаются аберрации с ослабленным, а в другую — с усиленным рисунком. Аберрации с ослабленным рисунком мы изображаем слева от исходной формы, а с усиленным — справа.

Характеризующий рисунок и ведущий признак. Каждому виду (а если аберрации его могут быть разбиты на отдельные группы, то и каждой из них) свойствен особый характеризующий рисунок, которым данный вид или группа отличаются от всех других. Например, у C. distincta Fald. (рис. 1, *77—88*) исходной форме отвечает аберрация sedakovi Muls., т. е. аберрация с полным набором изолированных пятен (рис. 1, *79*), а характеризующий вид рисунок присущ аберрации, у которой тоже имеется полный набор пятен, но соединенных между собой характерными для вида перемычками (аберрация multijuncta N. F., рис. 1, *87*).

У C. trifasciata L. исходная форма имеет также полный набор изолированных пятен, а характеризующий рисунок представляет собой

[4] За исключением C. trifasciata L., аберрации всех остальных видов, изображенных на этом рисунке, даны лишь частично.

специфичное для вида соединение пятен в три поперечных перевязи (рис. 1, *97*, *99*).

У C. 14=pustulata L. рисунок, соответствующий исходной форме, совпадает с характеризующим рисунком вида (рис. 1, *142*). У второго же вида этого рода — C. sinuatomarginata Fald. эти два рисунка не совпадают: рисунок исходной формы свойствен аберрации completa N. F. (имеющей все пятна), а характеризующий рисунок — форме, которая включает все специфические особенности, отличающие рисунок этого вида от рисунка всех других видов и, в частности, от C. 14=pustulata L. (рис. 1, *149*, *151*).

Аберрации L. axyridis Pall. разбиваются на пять групп. Каждая из этих групп имеет свой ареал и каждой из них свойствен свой характеризующий рисунок. Тип же количества и расположения пятен у них, поскольку все группы относятся к одному и тому же виду, общий (рис. 2, *24—28*).

Очень интересны характерные особенности ведущего признака. Например, у C. hieroglyphica L. тип количества и расположения пятен присущ a. primitiva Md. Исходная форма совпадает с характеризующим рисунком — соединение всех пятен и здесь и там по типу простого слияния (рис. 1, *35*, *41*). Все рисунки остальных аберраций, изображенных на рис. 1, вплоть до характеризующего рисунка, представляют собой какую-то часть этого рисунка. По характеру соединения плечевого пятна с другими пятнами все они могут быть разбиты на отдельные комплексы (рис. 1, *35*, *36*, *37*, *38*, *39*, *40*, *41*) [5].

Каждый такой комплекс имеет свою специфическую форму соединения плечевого пятна, зависящего от того, с какими именно пятнами-партнерами это соединение происходит. В пределах каждого комплекса можно построить ряд постепенного приближения к характеризующему рисунку, причем разные комплексы приближаются к этому рисунку различными путями. Закономерность, определяющая ход развития рисунка в направлении постепенного приближения к характеризующему рисунку, обозначается нами как ведущий признак данного комплекса. Будучи разными для разных комплексов, эти ведущие признаки объединены тем, что в конечном счете все они приводят рисунок к одному и тому же характеризующему рисунку. Эту общую закономерность мы и называем ведущим признаком вида.

Наличие ведущих признаков дает возможность построения всех аберраций в стройные ряды (рис. 2, *30—38*). Закономерности, свойственные типу количества и расположения пятен, исходной форме и ведущему признаку, показывают, что многообразие аберраций представляет собой не случайный набор каких-то форм рисунка, а стройную систему их, характерную для каждого вида.

Направления развития рисунка (усиление и ослабление). Изображая аберрации какого-либо вида, авторы обычно механически располагают их от формы с наименее развитым рисунком (часто без него) до формы с наиболее усиленным, иногда с полностью зачерненными надкрыльями. Такое построение, в котором ряды аберраций строятся лишь в зависимости от степени меланизации их рисунка, является односторонним и не отражает хода естественного развития рисунка вида. Кроме того, может создаться впечатление, что отсутствие рисунка является для него исходной формой, а форма с совершенно зачерненными элитрами — конечный этап в его развитии. Становилось непонятно, чем же обусловливается наличие именно данного, а не иного рисунка, раз исходная форма его не

[5] Аберрации данного вида даны лишь как примеры. В действительности же каждая из перечисленных групп имеет по нескольку аберраций.

имеет вообще. Кроме того, приходилось принимать некий предел развития рисунка, поскольку оно заканчивалось совершенно зачерненными надкрыльями. Именно так располагают аберрации в своих работах и Мадер, и Дайки, а Чейпин — в обратном.

В действительности дело обстоит иначе. Рисунок развивается в двух основных направлениях — ослабления и усиления. Аберрация со сплошь зачерненными надкрыльями отнюдь не является конечной, а может давать начало новой группе аберраций. Совершенно зачерненные надкрылья свойственны очень большому количеству видов. Подобная форма имеется у L. axyridis Pall. как конечная аберрация группы aulica Fald. (аберрация corvina Mad.). Она же является исходной формой для другой группы аберраций — spectabilis Fald., где рисунок образуется за счет распада некоторых слияний (рис. 2, *28*). Есть она и у Hippodamia 13=punctata L. (аберрация maura N. F.), являясь исходной для четырех аберраций. У Adalia bipunctata L. и A. 10=punctata L. также имеются аберрации с совершенно зачерненными элитрами, и у каждого из обоих видов они дают очень значительное количество новых аберраций. Одна из основных закономерностей развития рисунка заключается в том, что получающиеся аберрации никогда не повторяют прежнего рисунка, тем самым подтверждая закон необратимости эволюции.

Хотя развитие рисунка может иметь два направления, это не значит, что на данном этапе оно обязательно будет идти у каждого вида в двух направлениях. Есть виды, у которых развитие идет только в направлении ослабления, например, у E. argus Geoffr. У других оно идет только в сторону усиления, как у C. redimita Ws. (рис. 1, *105—120*). Некоторые виды имеют развитие в двух направлениях — Synharmonia oncina Ol., S. lyncea Ol., T. 16=punctata L., большинство видов Coccinella L. и др. (рис. 1, *2—97*, рис. 2, *39—54*, *63—96*). Наконец, имеются виды, у которых одно направление сменяется другим (L. axyridis Pall., рис. 2, *97*).

Продолжительное воздействие однообразных условий жизни может вызвать некоторую стабилизацию рисунка. Такая стабилизация наблюдается у E. 28=maculata Mtsch. в Приморье и Японии. Но стоило этому виду (Гусев, 1953) попасть в новые условия жизни(Южный Сахалин), как он дал громадную вспышку новых аберраций.

В процессе развития рисунка между изменением отдельных компонентов нет полной согласованности, и довольно часто при о б щ е м усилении рисунка отдельные его части могут претерпевать ослабление. То же имеет место и при ослаблении рисунка. Например, у аберрации arcuata Ws. (C. 5=punctata L.) при усилении рисунка из-за соединения срединного пятна с прищитковым произошел распад большинства краевых пятен, имеющихся у аберрации arthurica Jacobs., у которой нет еще указанного выше соединения пятен (рис. 1, *54*, *56*). Наличие такой закономерности вовсе не вынуждает нас строить строгие ряды развития лишь по отдельным компонентам. Зависит это от того, что признаки рисунка неравноценны. Обязательно имеется основной, ведущий признак, а все остальные второстепенны и поэтому подчинены ему. Если бы всегда имела место согласованность в развитии всех компонентов, то видовой рисунок мог бы потерять свою специфичность. При этих условиях, в силу корреляции элементов, в конечном счете развитие рисунка разных видов стало бы очень сходным, а число аберраций резко сократилось бы.

С т а б и л ь н ы е   и   л а б и л ь н ы е   у ч а с т к и   н а д к р ы л и й. У каждого вида имеются такие участки элитр, где чаще, чем на других, бывают соединения между пятнами. Одновременно с этим есть и такие, где соединения пятен, напротив, происходят очень редко. Точно так же есть места, где обязательно появится просвет, даже в

том случае, когда он всего один. Наконец, есть участки, где просвет может получиться только в том случае, если просветы уже имеются в других местах. Для каждого вида местонахождение наиболее усиленного или наиболее ослабленного рисунка постоянно. Участки, где наиболее обычны соединения пятен, мы называем лабильными, а те, где соединения пятен бывают наиболее редко,— стабильными.

Оказывается, что в районах лабильных просветы появляются только тогда, когда они появились уже в стабильных. Таким образом, получается, что просветы в первую очередь возникают в стабильных, а в последнюю — в лабильных участках.

Эта закономерность при знании остальных закономерностей развития рисунка дает возможность иногда по наличной части аберраций вида выяснить, каковы должны быть остальные аберрации данного вида.

ВИДОВОЙ ТИП РИСУНКА КАК ЧАСТНЫЙ СЛУЧАЙ РОДОВОГО

При изучении рисунков устанавливаются не только закономерности, разъединяющие виды, но и такие, которые их объединяют в различные естественные таксономические комплексы. Рисунок каждого вида сложился в процессе длительного и специфического взаимодействия с условиями жизни. Конечно, тем самым каждый вид приобретал качественно особые свойства, не повторявшиеся у других видов. Но нужно учитывать также, что при расщеплении вида на несколько в основе рисунка каждого из них первично лежал один и тот же тип количества и расположения пятен. Как бы он ни изменялся в процессе развития, он оставался в пределах одного и того же типа. Если же он удалялся настолько, что переставал походить на исходный, то это уже означало появление нового рода.

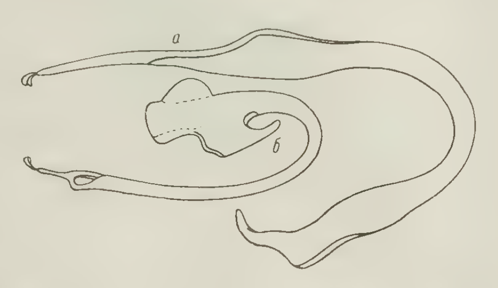


Рис. 3. Сифоны: *а* — Semiadalia notata Laich., *б* — Semiadalia turkestanica Sem. et Dobzh.»

Доказательством этого может служить рисунок всех видов. В каких бы резко отличных условиях жизни ни находились виды одного рода, их рисунки будут значительно ближе между собой, чем с рисунками даже таких видов другого рода, которые находятся в одинаковых с ними условиях жизни (см. рисунок 1. Coccinula Dobzh. и Coccinella L.).

Знание закономерностей развития рисунка могло бы предохранить от ошибочного отнесения видов к таким родам, к которым они не относятся. Подобным видом является, например, turkestanica Sem. et Dobzh. (рис. 2, *19*), отнесенный авторами к роду Semiadalia Cr. (Семенов-Тян-Шанский, 1923). Кроме того, этот вид, а также Aaages prior Bar. были включены в подсемейство Hippodamiinae (Добржанский, 1926). Рисунок надкрылий их не имеет ничего общего с рисунками Hippodamiinae. При проверке выяснилось, что и строение их копулятивного аппарата резко отличается от такового не только видов Semiadalia Cr., но и других Hippodamiinae (рис. 3 и рис. 2, *18*, *19*). В действительности turkestanica Sem. et Dobzh. относится к новому роду Miliziella N. F. [6] и совместно с Aaages prior Bar. составляет подсемейство Miliziellinae.

[6] Описание рода и подсемейства находится в печати.

Даже без выяснения строения копулятивных аппаратов, а только по характеру рисунка было ясно, что виды, впоследствии выделенные Добржанским из рода Coccinella L., не относились к нему, а представляли собой новый род (Coccinula Dobzh.). В каждом же из этих родов в отдельности рисунок хорошо выдержан (рис. 1).

Вид ronina Lew. ошибочно относился к Coccinella L., так же, как и вид crotchi Lew. (рис. 2, *57*, *58*). При знании родовых рисунков не составляло бы труда установить, что первый является одним из видов Adalia Mls., а второй — Coccinula Dobzh.

В результате смешения основного фона и рисунка происходит противопоставление большинством авторов рисунков одних видов рисункам других этого же рода. Такое противопоставление явно ошибочно, хотя и встречаются виды одного и того же рода, рисунки у которых как бы противоположны один другому. К ним можно отнести: E. chrysomelina F. и E. 28=maculata Mstch., Semiadalia apicalis Ws. и S. schneideri Ws., Calvia 12=maculata Gebl. и C. 14=guttata L. и некоторые другие (рис. 2, *11*, *12*, *17*, *18*, *55*, *56*).

Здесь мы из-за недостатка места лишены возможности приводить доказательства того, что каждая пара приведенных нами видов одного и того же рода, как и во всех других подобных случаях, имеет один и тот же тип количества и расположения пятен. Приходится ограничиваться только констатацией этого факта.

СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ РИСУНКА

С только что рассмотренными закономерностями тесно связаны и закономерности специализации рисунка. Согласно указанному нами выше закону развития рисунок каждого вида должен был все более и более отдаляться от первичного исходного, изменяя очертания и места нахождения составляющих его компонентов. Такое дивергентное развитие рисунка вида мы называем специализацией рисунка, так как именно в этом развитии проявлялись и устанавливались все специфичные особенности рисунка каждого вида. Из этого также следует, что чем дальше отдалялся рисунок от исходной формы, тем он становился все более и более специализованным.

Графически это можно изобразить так. Из черного кружка отходят под углом две линии, на которых на одинаковых расстояниях от черного кружка расположены белые (рис. 2, *99*). Черный кружок — первичная исходная форма, светлые — новые виды. Чем дальше они удаляются от черного, тем большее расстояние получается и между ними.

Иногда виды одного рода имеют разные типы рисунка, но в этом случае исходная форма одного типа близка к характеризующей форме другого, которая становится для второго исходной. Таким образом, получается ступенчатое развитие. Каждый последующий рисунок более специализован, чем предыдущий. Данный вид развития присущ, например, видам рода Tytthaspis Cr. (рис. 2, *1*—*8*). Исходная форма рода близка к исходной форме, свойственной виду с наиболее примитивным рисунком, — T.16=punctata L. Вид этот имеет значительное количество аберраций, рисунок которых состоит в большей части из изолированных пятен (рис. 2, *63*—*96*). Развитие рисунка идет в двух направлениях — ослабления и усиления. При ослаблении часть пятен исчезает. При усилении все пятна объединяются между собой по типу сращения в характерные для видов этого рода продольные соединения. Вместе с тем, поскольку у этого вида рисунок еще очень примитивен, форма с характеризующим рисунком сохранила и некоторые поперечные соединения (рис. 2, *3*). Второй вид — T. phalerata Costa (рис. 2, *4*). Он, как и все следующие, потерял способность к поперечным соединениям пятен. Соединения перешли в тип простого слияния, но имеют еще относительно широкую форму и довольно волнистые контуры. Третий вид — T. genistae Woll. Соединения стали у́же, контуры их сгладились. Срединное соединение укоротилось (рис. 2, *5*). Четвертый вид — T. lineola Gebl. Контуры соединения достигли наибольшей сглаженности. Срединное слияние исчезло (рис. 2, *6*). Пятый вид — T. weisei Ryb. Форма первого слияния похожа на таковую предыдущего вида. Помимо исчезновения срединного слияния, исчезла также и бо́льшая часть пришовного (рис. 2, *7*).

Значит, каждый следующий вид имеет все более специализованную форму рисунка, так как все дальше отходит от исходного. Все это показывает, что ведущий признак данного рода заключается в объединении пятен в продольные ряды, в постепенном сужении и в сглаживании контуров соединений, а также в утрате способности к поперечным соединениям и в постепенном исчезновении некоторых соединений пятен. Поэтому в роде Tytthaspis Cr. характеризующий рисунок свойствен T. weisei Ryb.

Такова основная ветвь развития рисунка. Но в этом же роде имеется еще одна ветвь. К ней относятся виды T. trilineata Ws. и T. univittata Hope (рис. 2, *8*). Развитие рисунка выражается в объединении всех пятен — у первого вида в три, а у второго в два соединения типа полного слияния. Графическое изображение этого типа развития дано на рис. 2, *98*.

Такая ступенчатость развития рисунка показывает, что род состоит из нескольких качественно отличных подродов. Разбивка подобного рода на подроды была произведена, например, у Calvia Mls. (Calvia st. str., Anisocalvia Cr., Bothrocalvia Cr.). Каждый из этих подродов имеет свой тип рисунка.

Мы лишены возможности рассмотреть здесь все формы специализации рисунка. Отметим только, что она может осуществляться очень разнообразными путями: изменение формы и величины пятен, образование стойких слияний пятен, изменение особенностей специализованной формы и величины пятен, потеря способности к некоторым соединениям, изменение расположения гомологичных пятен, окантовка пятен, изменение особенностей формы перемычек и перевязей, а также окраска пятен и перевязей, тип исчезновения пятен и перевязей и, наконец, изменение направлений и форм развития рисунка.

ФОРМЫ УСИЛЕНИЯ И ОСЛАБЛЕНИЯ РИСУНКА

Хотя развитие рисунка имеет всего два направления, но каждому из них свойственно значительное количество вариантов. Мы уже отмечали, что по характеру рисунка можно судить о направлении его развития. Но очень важно не только состояние пятна или перевязи, а также и их форма. Сама форма рисунка позволяет обнаружить направление его развития. Например, у E. chrysomelina F. имеются две группы аберраций. У первой налицо по шесть пятен на каждом надкрылье. У второй, кроме того, сплошное слияние между ними — аберрация reticulata Ol. (рис. 2, *12*, *13*). Пятна у первых аберраций значительно крупнее, чем у исходной формы рода, совпадающей с типичной формой E. 28=maculata Mtsch. Раз это так, то значит этим аберрациям свойственно усиление рисунка, а отсюда и развитие его по типу усиления. Действительно, у них развитие происходит только за счет соединения пятен, а аберрации с исчезновением пятен отсутствуют.

Вторая группа — subsp. orientalis Zimm. (пример аберрации reticulata Ol.). Эта аберрация очень близка к аберрации limbicollis Sic. (рис. 2, *13*, *14*). Отличие заключается только в окраске сплошного слияния: у последней она черная, а у первой зачительно светлее. В каком направлении может происходить дальнейшее развитие рисунка аберрации reticulata Ol.? Если бы оно пошло в сторону усиления, то могло бы выразиться только в потемнении тона окраски сплошного слияния. В таком случае форма рисунка аберрации reticulata Ol. превратилась бы в форму аберрации limbicollis Sic. Значит, получился бы постепенный переход одной аберрации в другую. Этого быть не может, так как аберративная изменчивость всегда прерывиста. Кроме того, рисунок аберрации reticulata Ol. является ослабленым по сравнению с аберрацией limbicollis Sic. Поэтому и развитие его может идти только в сторону ослабления. Это и происходит в действительности — сплошное слияние постепенно становится все более светлым, а затем распадается на части и делается едва заметным.

Среди видов этого рода имеются E. argus Geoffr. и E. 11=maculata F. (рис. 2, *15*). У них также по шесть пятен на каждом надкрылье, но пятна значительно меньшие, чем у E. chrysomelina F. Значит, у них ослабленный рисунок, а поэтому и развитие (в силу необратимости эволю-

ции) должно происходить только в направлении ослабления. Действительно, у них оно идет только за счет исчезновения пятен; форм же с соединениями между пятнами нет.

Очень интересны закономерности развития однотипных рисунков у видов, состоящих из двух подвидов. Как пример возьмем два вида — Synharmonia lyncea Ol. и S. oncina Ol. Первый вид имеет subsp. lyncea Ol. и subsp. agnata Rosh., второй — subsp. oncina Ol. и subsp. addicta Muls. (рис. 2, *39—54*). Рисунок subsp. lyncea Ol. ослаблен по сравнению с рисунком subsp. agnata Rosh. Вполне естественно, что развитие рисунка первого подвида может идти только в направлении ослабления, а второго — усиления. Так оно в действительности и есть. Рисунок второго вида у subsp. oncina Ol. усиленный, а у subsp. addicta Mls. ослабленный. В этих же направлениях у них должно происходить и происходит развитие рисунков.

Значит, сама форма рисунка указывает направление его развития. Эти закономерности тесно связаны с закономерностью специализации рисунка и дополняют друг друга. Именно они вызывают специфичность рисунков каждого вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Закономерности развития рисунка показывают, что аберрация не есть случайное отклонение от «типичной» формы или какое-то случайное индивидуальное изменение, но четко выраженное, закономерное явление. Закономерности эти полностью исключают всякую случайность, которая признается приведенными выше толкованиями понятия аберрации.

Все они дают ответ и на вопрос, что же представляет собой аберрация. В качестве общего определения аберрации можно принять, что она есть закономерное отклонение от исходной формы вида, в основе которой лежат присущие виду морфологические особенности. Данное отклонение обусловлено свойственными виду закономерностями его развития и вызывается ими в единстве с условиями жизни организма.

В частности, аберрация рисунка надкрылий есть закономерное отклонение от исходной формы рисунка надкрылий данного вида, в основе которой лежит присущий виду тип количества, расположения и соединения пятен. Данное отклонение обусловлено свойственными виду закономерностями его развития и вызывается ими в единстве со всеми условиями его существования.

В столь кратком, совершенно не исчерпывающем всех закономерностей обзоре мы не могли касаться не только такого важного вопроса, как основные причины специализации рисунка, но даже и тех особенностей рисунка, которые связаны с жилкованием надкрылий. Тем более мы не могли приводить доказательств того, что все особенности рисунка являются наглядным подтверждением связи рисунка с жилкованием.

Мы можем только отметить, что какую бы особенность рисунка мы ни выясняли, всегда можно было установить, что каждой из них обязательно соответствует особенность жилкования. Более того, любая особенность рисунка может быть понята только как следствие особенности жилкования. Нет такой особенности жилкования, которая не проявлялась бы в рисунке.

Поэтому один из основных выводов из закономерностей развития рисунка заключается в том, что между ним и жилкованием элитр имеется полная и неразрывная связь. Надо подчеркнуть при этом, что установление жилкования другими путями очень затруднено и не всегда может быть достигнуто. В связи с этим закономерности рисунка открывают возможности более полного и более удобного выяснения связей между надкрыльями современных жуков и крыльями ископае-

мых насекомых, что так важно для понимания филогенеза жуков и родственных связей их с другими отрядами насекомых. Это же обстоятельство должно предотвратить отнесение к жукам ископаемых надкрылий насекомых, к ним не принадлежащих.

Данная обзорная статья является первой в серии статей, каждая из которых будет посвящена доказательству отдельной закономерности.

ЛИТЕРАТУРА

Баровский В. В., 1926. Новый род семейства Coccinellidae (Coleoptera) Aaages Bar., Русск. энтомол. обозр., 20, № 1—2.

Бианки В. Л., 1916. Вид и подчиненные ему таксономические формы, Русск. зоол. ж., т. I, вып. 9—10.

Гусев Г. В., 1953. Картофельная коровка и меры борьбы с ней, Изд. Сахалинск. фил. АН СССР.

Добржанский Ф. Г., 1925. Палеарктические виды рода Coccinula Dobzh., Zool. Anz., Bd. 64, 11/12.—1926. Палеарктические виды рода Coccinella L., Русск. энтомол. обозр., 20.

Крыльцов А. И., 1956. Географическая изменчивость кокцинеллид Северной Киргизии, Энтомол. обозр., 35, 4.

Майр Э., Линсли Э. и Юзингер Р., 1956. Методы и принципы зоологической систематики, Изд-во иностр. лит., М.

Медведев С. И., 1949. Фауна СССР. 10, 3. Пластинчатоусые (Scarabaeidae), подсем. Rutelinae.— 1951. Фауна СССР. 10, 1, ч. 1. Пластинчатоусые (Scarabaeidae), подсем. Melolontinae.— 1952. Фауна СССР, 10, 2, ч. 2. Пластинчатоусые (Scarabaeidae), подсем. Melolontinae.

Оглоблин Д. А., 1935. Фауна СССР. 26, 1. Листоеды (Galerucinae).

Плавильщиков Н. Н., 1936. Фауна СССР. 21, ч. 1. Дровосеки (Cerambycidae).— 1940. Фауна СССР. 22, ч. 2. Дровосеки (Cerambycidae).

Рихтер А. А., 1949. Фауна СССР. 13, 2, ч. 2. Златки (Buprestinae).— 1952. Фауна СССР. 13, 4, ч. 4. Златки (Buprestinae).

Семенов-Тян-Шанский А. П., 1910. Таксономические границы вида и его подразделений. Опыт точной категоризации систематических единиц, Зап. Акад. наук (8 сер.), 25, 1.— 1923. Три новых вида семейства Coccinellidae (Goleoptera) из Азиатской России, Русск. энтомол. обозр., 18.

Шванвич Б. Н., 1956. Color-pattern in Lepidoptera, Энтомол. обозр., 35, 3.

Chapin E., 1946. Review of the New World Species of Hippodamia Dejean (Coleoptera: Coccinellidae), Smithson. Miscell. Collect., 106, 11.

Dieke G., 1947. Lady-beetles of the Genus Epilachna (sens. lat.) in Asia, Europe, and Australia, Ibidem, 106, 15.

Dobrschanski Th. G. 1926a. Über die Morphologie und systematische Stellung einiger Gattungen der Coccnellidae (tribus Hippodamiina), Zool. Anz., Bd. 69, 7/8.

Mader L., 1935. Evidenz der paläarktischen Coccinelliden und ihrer Aberrationen in Wort und Bild, I Teil.— 1955. Evidenz der paläarktischen Coccinelliden und ihrer Aberrationen in Wort und Bild., II. Teil. Entomol. Arbeiten, T. 3, Bd. 6.

Winkler A., 1924—1932. Catalogus Coleopterorum regionis palaearcticae.

REGULARITIES OF ABERRATIVE VARIABILITY OF ELYTRA PATTERN IN COLEOPTERA

N. N. FILIPPOV

Moscow

Summary

The paper represents many year work carried out by the author on aberrative variability of beetles. The author states that aberrative variability is a strictly regular phenomenon representing a certain deviation, intrinsic to a species from the so-called original form of the specific pattern. This form is based on the intrinsic to the species number, arrangement and connection between spots. Each species possesses a peculiar pattern characteristic of it. Specific pattern is a complex of aberrations intrinsic to a given species, while generic pattern is the whole combination of specific patterns within the range of a given genus. The reference of each specific pattern to the generic one is just as the inclusion of any aberration into the corresponding specific pattern. The rise of each aberration is due to certain regularities intrinsic to the species and is brought about by these regularities in their entity with the conditions of existence.

The presence of both specific and generic patterns allows to improve considerably the diagnostics of species and genera.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 3

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОЗДУХА И ИНТЕНСИВНОСТИ ОСВЕЩЕННОСТИ НА ПОВЕДЕНИЕ ОВСЯНОЙ ШВЕДСКОЙ МУХИ

С. Г. ЖУКОВСКИЙ

Всесоюзный институт защиты растений (Ленинград)

Вредоносность овсяной шведской мухи (Oscinella frit L.) на злаковых культурах в значительной степени определяется периодом и плотностью распределения яиц этого вредителя на посевах, местом откладки яиц, а также особенностями роста и развития злаков (Cunliff, 1936; Заговора и Лукьяненко, 1953; Павлов, 1959; Шапиро, 1956, 1958 и др.). В свою очередь указанные факторы, в значительной степени определяющие устойчивость (выносливость) злаков, находятся в прямой зависимости от условий внешней среды — температуры, света и влажности. Многими исследователями отмечался положительный фототропизм и теплолюбивость овсяной шведской мухи (Знаменский, 1924; Троицкий, 1925; Крейтер, 1930; Жуковский, 1931; Беляев и Харченко, 1936; Roos, 1937; Miles, 1934; Карпова, 1958; Нарчук, 1956; Шапиро, 1957; Ibbotson, 1958, 1960 и др.), но наиболее полно исследовано значение температуры в биологии шведской мухи Е. А. Крейтер (1930). В то же время роль температурного преферендума и комплексное влияние температуры и света на поведение шведской мухи изучены плохо. В связи с этим в 1958—1959 гг. нами были проведены исследования по изучению реакции имагинальной фазы шведской мухи на комплекс световых и температурных условий, выявлению температурного преферендума и предпочитаемой интенсивности освещения. Эти работы являются составной частью исследований биологических особенностей шведской мухи, развернутых за последнее время энтомологической группой Пушкинской базы Всесоюзного института защиты растений под руководством И. Д. Шапиро.

Для выявления предпочитаемой интенсивности света применялся светоград, в котором с помощью затеняющих светофильтров создавалась равномерная градация интенсивности света в пределах от 8 до 55 тыс. люксов. Прибор устроен таким образом, что впущенные в него насекомые свободно перемещаются и располагаются на участках с наиболее благоприятной для них освещенностью. Насекомых помещали в светоград в количестве 10—20 особей. Большее количество насекомых в светограде нежелательно, так как на их поведении может сказаться влияние скученности. Светоград устанавливался по уровню строго горизонтально во избежание демаскировки результатов опыта отрицательным геотропизмом насекомых. Наблюдения проводились каждые 0,5 часа.

В опытах использовались овсяные шведские мухи, выведенные из пупариев, собранных на овсе. Наблюдения проводились при температурах 22, 27, 35, 36 и 38°. Относительная влажность воздуха в опытах со светоградом была в пределах 45—55%. Всего проведено более 40 наблюдений в дневные часы суток (с 11 до 15 час.). Результаты наблюдений (средние данные) сведены в табл. 1.

Проведенные в светограде наблюдения показывают, что шведская муха в пределах оптимальных температур (22—35°), при указанной выше влажности воздуха предпочитает наибольшую освещенность.

Распределение овсяных шведских мух в светограде в зависимости от освещенности и температуры

Температура, °С	Освещенность в тыс. люксов									
	55	50	40	34	28	22	18	12	10	8
	Колич. особей в %									
22	81	14	3	2	—	—	—	—	—	—
27	73	15	4	6	2	—	—	—	—	—
35	71	14	7	6	2	—	—	—	—	—
36	68	11	7	2	2	4	2	2	—	—
38	—	—	2	—	2	2	7	7	18	62

Данная в светограде освещенность в 55 тыс. люксов — не предельная для шведской мухи при оптимальных температурных условиях. При изменении температурного режима в сторону, превышающую оптимум, мухи стремятся уйти в зону пониженной освещенности. Так, при температуре 38° основная масса особей концентрировалась в пределах наиболее низкой освещенности (8—10 тыс. люксов). Эта особенность поведения шведской мухи в искусственных условиях согласуется с наблюдениями в природе. Так, полевые наблюдения показывают, что в дни с высокой интенсивностью освещения (свыше 50 тыс. люксов) и при температуре воздуха и почвы, не превышающих оптимума, мухи стремятся занять наиболее хорошо освещенные части растений и, наоборот, в жаркую, сухую погоду мухи избирают участки с более оптимальными температурами, хотя и с пониженной освещенностью. Например, при кошении сачком в 13—14 час. 29 июля, 4, 5 и 6 августа (температура воздуха в эти дни в указанное время была в пределах 22,7—28,7°, температура на почве — 37,7—42,3°, а относительная влажность воздуха в пределах 27—35%) наибольшее количество мух встречалось на участках либо с пониженным рельефом, либо затененных (в тени ограды, в канаве, в низине) и с повышенной влажностью воздуха (45—60%).

Результаты лабораторных экспериментов согласуются также с данными о зараженности яйцами шведской мухи злаков, выращиваемых в искусственно созданных условиях различного светового и температурного режимов на специально оборудованном в поле участке. На таком участке были созданы условия «длинного» дня (дополнительное освещение лампами накаливания из расчета 300 *вт* на 1 *м*²), условия пониженной интенсивности освещения на 30—50% от естественного освещения (затенение марлей), условия «короткого» дня с исключением утреннего и вечернего освещения (с 18 до 9 час.) и дневного освещения (с 9 до 18 час.), условия охлаждения — понижение температуры почвы почти вдвое и температуры приземного слоя воздуха на 4—6° от температуры на контроле (с помощью системы водяного охлаждения). Учет яйцекладки в период с 8 по 17 июня 1959 г. на делянке с затенением, где температура находилась в пределах оптимальной для шведской мухи, а освещенность составляла 15—22 тыс. люксов, показал, что на 42,8% растений кукурузы были найдены яйца шведской мухи. На контроле и делянке «длинного» дня, где освещенность была равна 50—60 тыс. люксов, а температура воздуха и почвы превышала оптимум для шведской мухи, количество растений кукурузы, на которых были найдены яйца, на контроле составило 20,8%, на делянке с дополнительным освещением — 5,8%, на делянке с охлаждением — 2,5%. Влажность воздуха на всех опытных делянках была близкой к таковой на контрольной. Так, средняя относительная влажность воздуха в указанный период составляла на контрольной

делянке 62% (средняя минимальная — 44,4%), на делянке с дополнительным освещением — 62% (средняя минимальная — 44,4%), на делянке с затенением — 62% (средняя минимальная — 48,6%), на делянке с охлаждением — 70,8% (средняя минимальная — 54,5%).

Обратная картина наблюдалась в таких же опытах в 1958 г., когда более благоприятные для шведской мухи микроклиматические условия были на делянке с дополнительным освещением и на контрольной, чем в условиях затенения. Так, зараженность кукурузы яйцами шведской мухи в 1958 г. на делянке с дополнительным освещением составила 32,5%, на контрольной — 18,4%, на делянке с затенением — 16,7%. Эти различия объясняются различием погодных условий этих лет — прохладным и влажным летом 1958 г. (среднемесячная температура за июнь — 13,4°, среднемесячная относительная влажность воздуха 70,2%) и жарким менее влажным летом 1959 г. (среднемесячная температура за июнь 17°, среднемесячная относительная влажность воздуха 65%). Учитывая, что амплитуда колебаний влажности воздуха как в целом по годам, так и по вариантам опытов 1958—1959 гг. незначительная, можно считать температуру и освещенность факторами, наиболее сильно влияющими на степень зараженности растений яйцами шведской мухи.

В целях изучения отношения шведской мухи к спектральному составу света был поставлен опыт со спектроградом[1]. Опыт ставили в шестикратной повторности. Перед началом опыта спектроград затеняли, чтобы насекомые успокоились. Наблюдения велись, как и в опыте со светоградом, через каждые 0,5 часа после начала опыта. При прохождении света через цветные светофильтры снижалась интенсивность освещенности с 500—700 до 175—250 люксов. Опыт проводился при температуре 20—23°. Ниже приведены результаты опыта:

Таблица 2

Размещение овсяных шведских мух в спектрограде

Состав света, длина волны λ в *ммк*	Колич. особей в % (среднее из 6 учетов)	Состав света, длина волны λ в *ммк*	Колич. особей в % (среднее из 6 учетов)
Суммарная радиация, λ 400 — 750 *ммк*	58,3	Зеленый, λ — 530 *ммк*	11,6
Красный, λ — 640 *ммк*	1,6	Синий, λ — 470 *ммк*	2,6
Оранжевый, λ — 600 *ммк*	9,0	Затенение неактиничной бумагой	0,0
Желтый, λ — 580 *ммк*	16,9		

Приведенные данные показывают, что основная масса мух сосредоточивалась на участке спектрограда с суммарной радиацией (λ 400—750 *ммк*) — 58,3% и на участке с желто-зеленой частью спектра (λ 530—580 *ммк*) — 28,5%. Наименьшее количество мух было на участке красной части спектра (1,6%). Эта тенденция избирать желто-зеленый участок спектра, вероятно, обусловлена биологической приспособленностью шведской мухи, как насекомого, ведущего дневной образ жизни. Желто-зеленая часть спектра в процентном отношении к суммарной радиации в течение светового дня преобладает и в количественном отношении почти постоянна при высоте солнца от 10° до полудня (Хргиан, 1940; Чудновский, 1959). Эти наблюдения согласуются с данными Г. М. Мазохина-Поршнякова (1956), сравнивавшего привлекающее действие лучей различного спектрального состава на насекомых. Этот автор наблюдал, что некоторые мухи (семейство

[1] Спектроград — это светоград, в котором затеняющие фильтры заменены цветными.

Dolichopodidae) в большей степени привлекаются желто-зелеными лучами, нежели спектром ламп накаливания, дающих свет с преобладанием красных лучей.

Дальнейшее изучение этого вопроса при более высокой интенсивности света позволит яснее понять причины различной степени активности шведских мух в течение суток. Наши наблюдения по зараженности злаков яйцами шведской мухи показали, что интенсивность яйцекладки в условиях Пушкина в июне до 9 час. утра и после 18 час. лишь немногим слабее, чем в дневные часы. Так, например, зараженность растений яйцами шведской мухи на делянке с утренним и вечерним освещением (с 18 до 9 час.) составила 21%, на делянке короткого дня с дневным освещением (с 9 до 18 час.) — 30%, на контрольной — 34% (данные 1958 г.). В опытах 1959 г. количество яиц на растениях в условиях утреннего и вечернего освещения с 18 до 9 час. было даже несколько бо́льшим (63%), чем на контроле (51%) и в условиях дневного освещения с 9 до 18 час. (37%), что могло произойти вследствие сухости воздуха и высоких температур в дневные часы, превышающих оптимальные температуры для шведской мухи. И. М. Беляев (1939) указывает, что в условиях Подмосковья максимум яйцекладки приходится на 12—14 час., утром до 8—9 час. (даже если температура почвы была выше 11°) откладка яиц не происходит, не происходит она и вечером после 6—7 час., несмотря на то, что температура почвы была не ниже 20°. Несоответствие между нашими наблюдениями и наблюдениями И. М. Беляева, вероятно, объясняется тем, что продолжительность освещения и соответственно суммарная радиация в условиях Пушкина Ленинградской обл. выше на 0,6 *ккал/см*^{2} (Берлянд, 1954), чем в условиях Подмосковья.

Исследования суточного температурного преферендума шведской мухи проводились в термограде, в котором создавалась равномерная градация температуры, от 40 до 10°.

Конструкция термограда, использованного нами, и методика работы с ним описаны А. В. Ликвентовым (1949, 1960). Результаты наших опытов показали, что у шведской мухи хорошо выражено предпочтение к определенной зоне температур. Основная масса особей располагается в пределах 12—28°, но отдельных насекомых можно было наблюдать на участках термограда с температурой 37—38°. Проведенные круглосуточные наблюдения за изменением температурного преферендума показывают, что он в течение суток изменяется с определенной ритмической последовательностью. В дневное время (особенно это заметно в 12—14 час.) диапазон предпочтения ограничен температурами 14—28°; в ночное же время мухи располагаются на участках более низких температур (10—20°). В дневные часы насекомые энергичны, активно двигаются. Эта активность заметно падает к 22 час., в ночные часы мухи находятся в состоянии покоя, к утру их активность возрастает. Наиболее высокие средние избираемые температуры падают на дневные часы, достигая 24°, а наиболее низкие температуры приходятся на ночные часы (15,5°). Эти суточные изменения температурного преферендума обнаруживают соответствие суточному ходу температуры в естественной обстановке. Можно полагать, что наблюдаемые изменения суточного термопреферендума имеют приспособительное значение к условиям внешней среды.

На приспособительное значение термопреферендума и на наличие суточной ритмики у насекомых указывают многие авторы (Беклемишев, 1934; Рубцов, 1935; Нашиваненко, 1938; Щепетильникова, 1937; Старк, 1940; Граевский, 1946; Ликвентов, 1949, 1960; Эдельман, 1949; Шапиро, 1951; Синицына, 1958; Чернова, 1958). Однако для овсяной шведской мухи этот важный вопрос, по-видимому, не был изучен, так как в литературе соответствующих данных мы не нашли.

Исследования по выяснению предпочитаемых шведской мухой условий при воздействии на нее комплексного градиента температуры и света в различные часы

суток проводились нами в тех же условиях и по той же методике, что и опыт с термоградом, но, в отличие от первого, в данном опыте затемняющая верхнее стекло термограда материя была заменена светофильтрами от спектрограда.

Опыт проводился в двух вариантах. В первом варианте более темные светофильтры накладывались на участок низких температур шкалы термограда, а светлые светофильтры — на участок высоких температур. Во втором варианте, наоборот, темные светофильтры накладывались на участок высоких температур, а светлые — на участок низких температур. В ночные часы (с 22 до 6 час.) влияние света было исключено, верхнее стекло термограда было закрыто темной материей.

Проведенные эксперименты показали, что в течение суток наблюдается та же ритмика распределения насекомых по часам, что и в случае определения термопреферендума, но в дневные часы наблюдается заметный сдвиг в распределении насекомых в сторону высоких температур, включая некоторую часть зоны пессимальных температур. Так, основная масса насекомых в 12—14 час. распределилась в диапазоне температур 20—35° и в пределах повышенной интенсивности освещенности (от 150—420 люксов). В более позднее время (в 16—18 час.) диапазон избираемых температур был сужен, мухи размещались в зоне более низких температур (16—28°) и пониженной интенсивности света.

Во втором варианте опыта — при освещенности участка низких температур шкалы термограда наблюдалась тенденция мух размещаться в наиболее светлой части свето-термограда. Основная масса мух концентрировалась на участке с температурой 14—20° и освещенностью 500—300 люксов. В утренние и вечерние часы (в 8—10 и 16—20 час.) общая картина распределения мух мало изменялась, лишь наблюдалась еще большая их концентрация на узком участке низких температур (12—20°).

Сопоставление наблюдений за поведением шведской мухи как в лабораторных, так и в полевых условиях позволяет прийти к выводу, что поведение шведской мухи обусловливается взаимосвязью температурного и светового режима; при этом замечено, что существенное влияние на поведение шведской мухи под действием вышеназванных факторов имеет влажность воздуха — при повышенной влажности мухи легче переносят высокие температуры.

В литературе имеются указания на большую влаголюбивость O. frit L. по сравнению с O. pusilla Meig (Селиванова, 1951; Карпова, 1958), но конкретных указаний на степень влаголюбивости шведской мухи не встречается. По нашим наблюдениям, оптимальная относительная влажность воздуха для шведской мухи (O. frit L.) при температурах 22—24° находится в пределах 65—70%.

Все же из вышеперечисленных факторов наибольшее значение, на наш взгляд, имеет температурный фактор, так как его влияние определяет основные моменты в жизненном цикле шведской мухи.

Дальнейшее изучение реакций шведской мухи на комплекс факторов (свет, температуру и влажность), обусловливающих предпочтение в выборе мест откладки яиц как элемента устойчивости, послужит материалом для понимания ряда причин различной сортовой и зональной устойчивости злаков к этому вредителю, так как, по-видимому, в различных географических широтах поведение шведской мухи различно.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н., 1934. Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биоценозов, Тр. Пермск. биол. н.-и. ин-та, VI, 3—4.

Беляев И. М., 1939. Шведская муха и меры борьбы с ней, Тр. Зональн. ин-та зерн. х-ва нечерноземн. полосы, вып. 7, М.

Беляев И. М. и Харченко В. В., 1936. Признаки устойчивости зерновых культур к заражению шведской мухой, Защ. раст., № 10.

Берлянд Т. Г., 1954. Годовой ход суммарной солнечной радиации по данным фактических наблюдений, Тр. Гл. геофиз. обсерватории им. Воейкова, вып. 48 (110).

Вершинин П. В., Мельникова М. К., Мичурин Б. Н., Машков Б. С., Поясов Н. П., Чудновский А. Ф., 1959. Основы агрофизики (под ред. акад. А. Ф. Иоффе и И. Б. Ревута), Изд-во физ.-мат. лит-ры., М.

Граевский Э. Я., 1946. Термопреферендум и температурный оптимум пресноводных моллюсков и членистоногих, Ж. общ. биол., т. 7, № 6.

Жуковский А. В., 1931. Причины, определяющие зараженность яровых культур шведской мухой (O. frit), Защ. раст., т. 5—6.

Заговора А. В., Лукьяненко Е. М., 1953. Селекция ячменя и яровой пшеницы на устойчивость к шведской мухе, В кн.: «Селекция и семеноводство зерновых культур», Сельхозгиз.

Знаменский А. В., 1924. Значение хозяйственных и климатических условий для массового размножения гессенской и шведской мух в 1923 году и перспективы на 1924 год, Полтавск. с.-х. опытн. ст., энтомол. отд., бюл. № 3.

Карпова А. И., 1938. Особенности развития и вредоносности шведских мух Oscinella pusilla Mg. и O. frit L. (Diptera, Chloropidae) на кукурузе в нечерноземных районах, Энтомол. обзор., т. 37, вып. 4.

Крейтер Е. А., 1930. Наблюдения и опыты по влиянию температуры на развитие и поведение Oscinosoma frit L., Изв. по прикладн. энтомол., т. IV, вып. 2.

Ликвентов А. В., 1949. Суточные и сезонные изменения температурного преферендума жуков Pseudophonus pubescens Müll., Энтомол. обозр., т. XXX, И 3—4. — 1960. Использование предпочитаемой температуры при изучении поведения насекомых, Зоол. ж., т. XXXIX, вып. 1.

Мазохин-Поршняков Г. А., 1956. Сравнение привлекающего действия лучей различного спектрального состава на насекомых, Энтомол. обозр., т. 35, вып. 4.

Нарчук Э. П., 1956. Материалы к фауне и экологии злаковых мушек (Diptera, Chloropidae) в окрестностях г. Кургана, Энтомол. обозр., т. XXXV, вып. 1.

Нашиваненко Т. Г., 1938. Ритмические изменения в чувствительности организмов к высокой температуре и температурная адаптация, Бюл. экспер. биол. и мед., т. 6, вып. 1.

Павлов И. Ф., 1959. Экология основных видов скрытностеблевых вредителей хлебных злаков и обоснование мер борьбы с ними, Автореф. докт. дис., Харьков.

Рубцов И. А., 1935. О предпочитаемых температурах у саранчовых, Защ. раст., № 3.

Селиванова С. Н., 1951. Экологические особенности шведской мухи, Зоол. ж., т. XXX, вып. 6.

Синицына Л. П., 1958. Биологические особенности мухи «зеленоглазки» и условия, ограничивающие ее размножение в различных частях ареала, Тр. Всес. ин-та защ. раст., вып. 11, Л.

Старк В. Н., 1940. Изучение агробиологии почвенных корневых вредителей (проволочников, хрущей и чернотелок) в целях обоснования истребительных и профилактических мер борьбы с ними, В кн.: «Итоги научно-исследовательских работ Всесоюзного института защиты растений за 1939 г.», М.— Л.

Троицкий Н. Н., 1925. Предварительные результаты исследований экспериментальной станции по прикладной энтомологии, Л.

Хргиан А. Х. О спектральном составе солнечной радиации по наблюдениям в Евпатории, Метеорология и гидрология, № 8, М.

Чернова Н. И., 1958. Особенности поведения отдельных видов вредителей люцерны и характер наносимых ими повреждений, Тр. Всес. ин-та защ. раст., вып. 10.

Шапиро В. А., 1951. Факторы, способствующие и ограничивающие размножение паразита Trissolcus simoni Mayr в природе, Автореф. канд. дис., Л.

Шапиро И. Д., 1958. Защита кукурузы от вредителей в новых зонах ее возделывания, Бюл. научно-техн. информ. по защ. раст., № 1, Л.— 1957. О причинах сильной повреждаемости посевов кукурузы шведской мухой в условиях нечерноземной полосы, III совещ. Всес. энтомол. о-ва, Тезисы докл., М.— Л.— 1958. Изучение биологических особенностей шведской мухи на кукурузе, причины устойчивости растений к повреждениям этим вредителем, XI планово-метод. совещ. по н.-и. работе по защ. раст. в Северо-Западной зоне СССР, Тезисы докл., Рига.

Щепетильникова В. А., 1937. Влияние температуры и влажности на развитие трихограммы, В. кн.: «Биологический метод борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур», М.— Л.

Эдельман Н. М., 1949. Суточный ритм интенсивности дыхания у насекомых, Энтомол. обозр., т. 30, № 3—4.

Cunliff N., 1936. Studies on Oscinella frit L. Inheritance of Resistance of Oats to Attack by the Fly and the Combination of Resistance with Other Characters of Agricultural Importance, Ann. Appl. Biol., vol. 23, No. 4, London.

Roos K., 1937. Untersuchungen über die Fritfliege (Oscinella frit L.) und ihr Auftreten in verschiedenen Hohenlagen der Schweiz. (Promotionsarbeit), Bern.

Miles H. W., 1943. Frit Fly on Oats in the West of England, Annual Rept. Agricult. and Horticult. Res. Station, Long Ashton, Bristol.

Ibbotson A., 1958. The Behavior of Fruit Fly in Northumberland, Ann. Appl. Biol., vol. 46, No 3, London.
Observation on the Oviposition Behavior of Frit Fly (Oscinella frit L.), 1960. Entomol. experiment. et appl., Amsterdam, vol. 3, № 1.

EFFECT OF AIR TEMPERATURE AND ILLUMINATION INTENSITY ON THE BEHAVIOUR OF THE FRIT FLY, OSCINELLA FRIT L.

S. G. ZHUKOVSKY

All-Union Institute of Plant Protection (Leningrad)

Summary

The problem of the effect of air temperature and of light on the behaviour of the frit fly, Oscinella frit L. is considered in the paper. Under the effect of light the imagines of the frit fly tend to outrange temperature optimum towards either increased or lowered temperatures. With an insignificant decrease in air humidity, temperature increase higer than the optimum makes flies leave for the sites with a decreased illumination and somewhat higher humidity. The frit fly prefers the yellow-green region of the spectrum (530—580 $m\mu$). It actively selects, with a certain diurnal rhythm, external conditions, such as light, temperature, humidity.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 3

МЕТОД ЛОВА МОКРЕЦОВ (DIPTERA, HELEIDAE)

Ш. М. ДЖАФАРОВ

Институт зоологии Академии наук Азербайджанской ССР (Баку)

Представители некоторых родов из семейства мокрецов являются эктопаразитами теплокровных животных и человека и имеют большое медико-ветеринарное значение. В связи с этим в изучении видового состава, биологии, места распространения мокрецов и их вредоносности важное место занимают методы сбора их взрослых фаз в природе.

Многие авторы (Гуцевич, 1937; Мончадский и Радзиviловская, 1948; Молев, 1952; Ремм, 1954; Амосова, 1956; Глухова, 1956; Кривошеина, 1957; Шакирзянова, 1957; Марчукова, 1958 и др.) до сих пор проводили сбор материалов в основном на животных, около них, на себе, около себя и реже — в помещениях и кошением на травах.

Однако перечисленными выше методами можно выяснить видовой состав, численность, распространение, вредоносность и т. д. лишь немногих, в основном более обычных видов кровососущих мокрецов. В особенности это относится к южным районам Союза, где в сборах, проводимых на животных и человеке, оказывается всего несколько видов кровососущих мокрецов, а многие виды не попадаются.

Проводившиеся нами 3-летние исследования показали, что для полного изучения видового состава и выяснения очагов массового размножения мокрецов и их локального распространения сбор мокрецов ночью на свет является более эффективным методом.

Способность мокрецов и других кровососущих двукрылых лететь в вечернее и ночное время на свет отмечены многими авторами (Петрищева, 1954; Гуцевич, 1955; Амосова, 1956; Fox and Capriles, 1953; Edmunds and Keener, 1954; Rickard and Snow, 1955; Williams, 1955; Wirth and Blanton, 1956). Наши многократные опыты показывают, что количество видов мокрецов в сборах, производимых на световую ло-

Улов мокрецов в прибрежном лесу р. Куры 19 июня 1958 г.

Виды	Ночью на свет	На животных и около себя
Culicoides nubeculosus Mg.	+	
C. riethi Kieff.	+	+
C. circumscriptus Kieff.	+	+
C. salinarius Kieff.	+	
C. saevus Kieff.	+	+
C. odibilis Aust.	+	
C. pictipennis Staeg.	+	
C. maritimus Kieff.	+	
C. truncorum Edw.	+	
C. similis Ingram, Carter et Macfie	+	
C. fascipennis Staeg.	+	+
C. pallidicornis Kieff.	+	
C. heliophilus Edw.	+	
C. stakelbergi Dzhaf.	+	
C. rubzovi Dzhaf.	+	
C. kurekchaicus sp. n. (in litt.)	+	
C. caspius Gutz.	+	+
C. akstafensis Dzhaf.	+	
C. kurensis Dzhaf.	+	
C. pulicaris L.	+	+
C. pulicaris punctatus Mg.	+	
C. halophilus Kieff.	+	
C. fagineus Edw.	+	
Всего:	23 вида	7 видов

вушку, намного больше, чем в сборах на животных или на себе (см. таблицу).

Преимущество световой ловушки заключается еще в том, что при ее помощи можно добывать самые редкие виды мокрецов, которые другими методами не обнаруживаются. Достаточно сказать, что при помощи световой ловушки нами было найдено и описано больше 10 новых видов Culicoides.

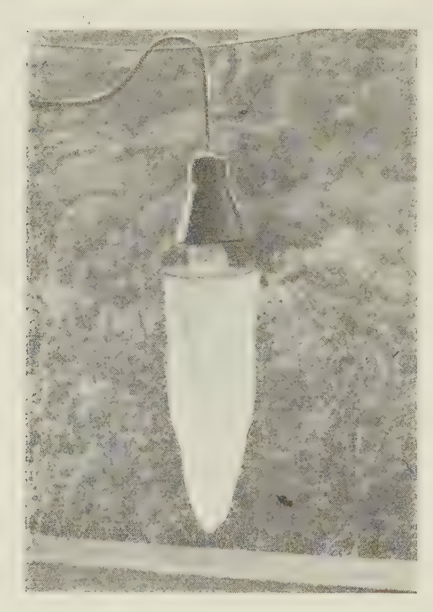


Рис. 1. Лов мокрецов при помощи электрической лампы накаливания

Световая ловушка имеет и практическое значение, так как регулярное применение ее в местах массового выплода мокрецов может значительно снизить численность этих кровососов.

Нами были применены три вида световых ловушек:

1. Обычная электрическая лампа накаливания. Сшитая из бязи конусообразная торба прикрепляется к нижней части электрического фонаря с эмалированным колпаком (рис. 1). Длина торбы 20—50 *см*, при этом попавшие в длинную «торбу» насекомые обратно вылезти не могли. Для того чтобы торба держалась ровно и была широко открыта, в ее верхний край вдевается кольцо из тонкой проволоки. Диаметр открытого (верхнего) края торбы обычно больше диаметра нижнего края колпака — 25—30 *см*. Торба прикрепляется к фонарю вечером (в 7—8 час.), после чего включается свет, который горит до 5 час. утра. К утру перед рассветом торбу близко к верхнему краю завязывают шнуром и снимают с фонаря. Для учета прилета мокрецов на свет в различное время ночи можно менять торбы через определенные промежутки времени. Мощность лампы в фонаре — 250 *вт*.

С помощью такой ловушки можно собирать без особого труда очень много разнообразного материала не только по мокрецам и мошкам, но и по другим группам (бабочкам, наездникам, жукам и др.) насекомых. Фонарь расположен в 2—3 *м* от поверхности земли, так как чем выше, тем лучше мокрецы летят на свет. Такую ловушку нельзя использовать при ветреной погоде.

2. Керосино-калильная лампа в 250 свечей. Такая лампа была применена М. А. Рябовым (1952) и С. В. Алиевым (1959) для улова подгрызающих совок. К вечеру (в 7—8 час.) лампу зажигали вблизи места выплода мокрецов (заболоченные участки, опушки леса, берега крупных рек, окрестности животноводческих ферм) и устанавливали на высоте 1—2 *м* от поверхности земли. На расстоянии 10—20 *см* от лампы был установлен белый экран из простыни.

В таком положении ярко освещается средняя часть простыни, ее верхняя часть освещается слабо. Мокрецы собираются в большом количестве больше всего на верхней затемненной части простыни, а также на задней стороне простыни, имеющей меньшую освещенность. Таким путем мокрецов собирали до поздней ночи. Количество пойманных за одну ночь мокрецов нередко превышало 1000 экз.

3. Ртутная лампа. Привлечение насекомых ультрафиолетовым излучением ртутной лампы было применено впервые в СССР в 1954—

1956 гг. (Мазохин-Поршняков, 1954, 1955, 1956, 1956а). В настоящее время этот тип световой ловушки получил очень широкое распространение при изучении насекомых — вредителей сельскохозяйственных культур. Частота прилета двукрылых насекомых (в том числе и кровососущих) на ультрафиолетовые лучи ртутной лампы изучалась Е. А. Погодиной и В. М. Сафьяновой (1957).

Лов мокрецов на ртутную лампу нами проводился всего два раза. Для этого была использована ртутно-кварцевая лампа высокого давления типа ПРК-4 (устройство лампы описано в работах Мазохина-Поршнякова, 1958 г.).

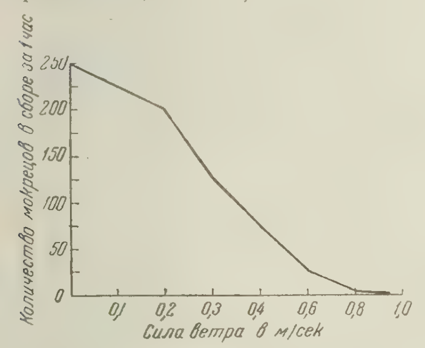


Рис. 2. Отрицательное влияние ветра на лов мокрецов световыми ловушками

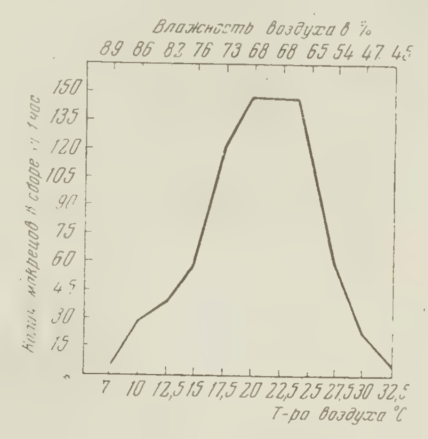


Рис. 3. Роль температуры и влажности воздуха в сборе мокрецов на свет

С целью выяснения интенсивности прилета кровососущих двукрылых на различный тип световых ловушек мы использовали все три источника света. Лампы были установлены на одинаковой высоте (2 *м*) от поверхности земли и на расстоянии 75 *м* друг от друга. Отлов насекомых при помощи трех типов ловушек осуществлялся в сходных метеорологических условиях в одной и той же стации. Эта была предгорная зона в долине г. Гянджачай, богатая древесной растительностью (виноградники, различные фруктовые и лесные деревья) и стоячими водоемами. Во время наблюдения измерялись температура и относительная влажность воздуха (психрометром Ассмана).

Оказалось, что ультрафиолетовые лучи привлекают мокрецов значительно сильнее, чем электрическая и керосино-калильная лампы, как по числу видов, так и по количеству экземпляров.

При сборе мокрецов ночью на свет большую роль играют метеорологические факторы: ветер, температура и влажность воздуха, а также степень темноты ночи. При ветре силой более 0,3—0,4 *м/сек* прилет мокрецов на свет заметно уменьшается, а при силе ветра 0,8—1 *м/сек* они совсем не появляются около источника света (рис. 2). Однако слабый ветер иногда способствует прилету мокрецов с дальних расстояний на свет.

Как высокая (выше 25°), так и низкая (ниже 10°) температура воздуха отрицательно влияют на работу со световыми ловушками (рис. 3).

Максимальное количество мокрецов собирается на свет при температуре воздуха в пределах от 16 до 24° и при относительной влажности воздуха в пределах от 60 до 80%.

Мы неоднократно наблюдали также, что интенсивность прилета мокрецов сильно возрастает в темные, безлунные ночи, особенно в пасмурную погоду. С появлением луны их прилет на свет значительно уменьшается.

ЛИТЕРАТУРА

Алиев С. В., 1959. К биологии и экологии наездника Amicroplus collaris Spin (Hymenoptera, Braconidae), уничтожающего дикую и другие виды подгрызающих совок в Азербайджане, Изв. АН АзербССР, № 1.

Амосова И. С., 1956. Фауна и биология мокрецов рода Culicoides Latr. (сем. Heleidae) хвойно-широколиственных лесов Юго-Приморского края, Дис., Зоол. ин-т АН СССР, Л.

Глухова В. М., 1956. Фауна и экология мокрецов Карело-Финской ССР, Дис., Зоол. ин-т АН СССР, Л.

Гуцевич А. В., 1937. Материалы по изучению гнуса (кровососущие двукрылые насекомые) на Дальнем Востоке, Тр. Военно-мед. акад. им. С. М. Кирова, VIII.— 1955. Новые данные о мокрецах (Heleidae) южных районов СССР, Тезисы докл. VIII совещ. по паразитол. проблемам. Зоол. ин-т. АН СССР.

Кривошеина Н. П., 1957. Суточный ход активности мокрецов (Culicoides Latr.) в пойме Оки, Ж. мед. паразитол. и паразитарн. болезни, № 4.

Мазохин-Поршняков Г. А., 1954. Спектральная чувствительность шмелей. Докл. АН СССР, т. 96, № 1.— 1955. Массовое привлечение насекомых на ультрафиолетовое излучение, Докл. АН СССР, т. 102, № 4.— 1956. Ночной лов насекомых на свет ртутной лампы и перспективы использования его в прикладной энтомологии, Зоол. ж., т. XXXV, вып. 2.— 1956а. Сравнение привлекающего действия лучей различного спектрального состава на насекомых. Энтомол. обозр., 35,4—1958. Устройство и использование ловушек для насекомых с излучениями ультрафиолета, Энтомол. обозр., 37, 2.

Марчукова К. А., 1958. Фауна мокрецов в условиях пойменных биотопов Воронежской области, Зоол. ж., т. XXXVII, вып. 8.

Молев Е. В., 1952. Экология кровососущих насекомых рода Culicoides Latr. (мокрецов), Зоол. ж., т. XXXI, вып. 4.

Мончадский А. С., Радзивиловская З. А., 1948. Новый метод количественного учета активности нападения кровососов, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, т. 9.

Петрищева П. А., 1954. Полевые методы изучения москитов и противомоскитные мероприятия, Медгиз.

Погодина Е. А. и Сафьянова В. М., 1957. Испытание метода отлова кровососущих двукрылых при помощи ртутной лампы ПРК-4, Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 6.

Ремм Х. Я. К экологии кровососущих мокрецов (Diptera, Heleidae) в Эстонской ССР, Тезисы докл. III экол. конф. (Киев), вып. 1.

Рябов М. А., 1952. Типы поведения имагинальной фазы подгрызающих совок, Энтомол. обозр., 32.

Шакирзянова М. С., 1957. Материалы по мокрецам Джунгарского Алатау, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, т. XVII.

Edmunds L. R. and Keener G. G., 1954. Observation on the Biting Habits of Culicoides crepuscularis Malloch in Western Nebrasca with Notes on Other Species Collected in Light Traps (Diptera, Heleidae), Mosquito News, 14, N. 2.

Fox J. and Capriles M. J., 1953. Light Trap Studies on Mosquitoes and Culicoides in Western Puerto Rico, Mosquito News, 13, N. 2.

Rickard E. and Snow W. E., 1955. Light Trap Collections of Punkies (Family Heleidae, Genus Culicoides) Mcminn County, Tennesse, April-September, J. Tennesse Acad. Sci., 30, I.

Williams R. W., 1955. Studies on the Culicoides of Baker County Georgia (Diptera, Heleidae). I. Preliminary Survey and Observation, Ann. Entomol. Soc. America, 48, 1—2

Wirth W. W. and Blanton F. S., 1956. Studies in Panama Culicoides (Diptera, Heleidae). IX. Two New Species Related to Leoni, Barbosa and Reevesi Wirth, Bull. Brooklyn Entomol. Soc., 51, 2.

METHOD OF HELEID (DIPTERA) CATCHING

SH. M. DJAFAROV

Institute of Zoology, Academy of Sciences of the Azerbaijan SSR (Baku)

Summary

The author comes to the conclusion that the application of light traps for collecting Heleids is very advisable. This method can be used for the control of this insects on a large scale. Of three types of traps used by the author that with the mercury lamp PKR-4 proved to be the most effective.

The effect of meteorological factors on the collection of Heleids attracted by light is noted in the paper.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 3

ВЛИЯНИЕ ВИДИМОГО СВЕТА, УЛЬТРАФИОЛЕТОВЫХ ЛУЧЕЙ И ТЕМПЕРАТУРЫ НА МЕТАМЕРИЮ ТЕЛА РЫБ

СООБЩЕНИЕ 1. ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ЧАСТЕЙ ВИДИМОГО СПЕКТРА, ТЕМНОТЫ И ТЕМПЕРАТУРЫ НА ВЫЖИВАНИЕ И МЕТАМЕРИЮ ТЕЛА РЫБ

А. И. ЛЮБИЦКАЯ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Существует достаточно обширная литература, показывающая, что меристические признаки рыб не только генетически обусловлены, но и подвергаются значительным колебаниям в связи с изменениями окружающих условий при развитии данного вида рыбы. С этой точки зрения наиболее изучена температура среды (Schmidt, 1918, 1919, 1921; Vladykov, 1934; Tåning, 1944, 1952; Dannevig, 1950; Orska, 1957 и др.), но слабо исследовано влияние различных лучей спектра на развитие эмбрионов рыб, в частности, на метамерию их тела.

Авторы считают, что наблюдается обратная зависимость между интенсивностью света и количеством продуцируемых позвонков (McHugh, 1954), что продолжительность освещения икры также влияет на меристические признаки (Lindsey, 1958). Стадия развития, на которую преимущественно оказывает влияние свет у разных рыб, так же, как и механизм действия световой энергии, не известны. У растений видимая часть спектра увеличивает клеточную проницаемость (Heilbrunn, 1948). У животных проницаемость клеток крови больше при свете, чем в темноте. На этом основании высказывают предположение (Smith, 1916; McHugh, 1954), что свет активирует метаболизм у животных так же, как и действие температуры. Малое количество позвонков при интенсивном освещении может быть связано с более быстрой дифференциацией тканей при развитии эмбрионов. В настоящем исследовании мы хотим показать, что изменение метамерии тела рыб у разных видов проходит не только под влиянием температурных условий, но и зависит от светового режима, спектрального состава света и темноты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты проводились над эмбрионами корюшки (Osmerus eperlanus eperlanus L.), щуки (Esox lucius L.), ерша (Acerina cernua L.) и окуня (Perca fluviatilis L.). Для экспериментов с икрой щуки была взята одна пара производителей; для ерша — три, для окуня — две и для корюшки — восемь пар. Икру, оплодотворенную сухим способом, распределяли по одинаковым сосудам (кристаллизаторам или чашкам Коха) и содержали при двух различных температурах. Одна из температур была близка к оптимальной для развития данного вида рыбы; другая была примерно на 10° ниже или выше первой. При каждой температуре икра развивалась при различном освещении: 1) при всей видимой части спектра (дневной свет, проникающий через оконное стекло) от 400 до 700 *mmk* и свет 15-ваттной лампы накаливания — 390 *mmk* (икра всех четырех видов рыб); 2) при видимом свете, без красной и инфракрасной частей — максимум 615 *mmk* (икра щуки и ерша) и 3) в темноте (икра всех четырех видов рыб). Во второй серии опытов, чтобы исключить тепловое действие света на эмбрионов и личинок, на сосуд, оклеенный снаружи черной бумагой, ставился фильтр из медного купороса (10% $CuSO_4$, слой в 1,0—1,5 *см*).

Развивавшихся эмбрионов фиксировали через определенные промежутки времени. Фиксированные эмбрионы и личинки изучались по тотальным препаратам и гистологическим срезам. Для окраски тотальных препаратов применялись метиленовая синь, ализарин, метиленовая зеленая и другие. Среды окрашивались по Маллори.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Корюшка. Сопоставление данных по выживанию эмбрионов корюшки при температуре 9,5° (близкой к оптимальной) на свету и в темноте показывает, что, несмотря на большую смертность, при обоих условиях развития в темноте все же несколько больший процент выклева (33,8%), чем при свете (29,9%). Наибольшая гибель эмбрионов в темноте приходится на стадию хвостовой почки (64,1%), при свете — на разные стадии развития. При более высокой температуре (19°) наблюдается обратная зависимость: световые условия являются наиболее благоприятными для развития (выживание 52,7%), чем темнота (выживание 20%). Наибольший процент отмирания при свете и в темноте приходится на стадию хвостовой почки (рис. 1).

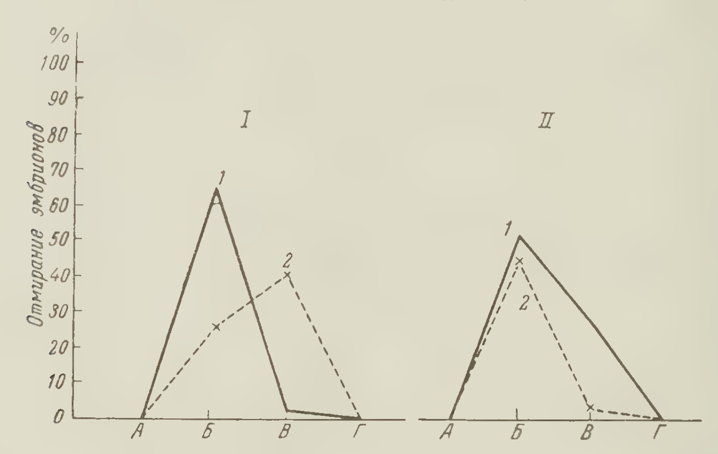


Рис. 1. Отмирание эмбрионов корюшки, яйца которой развивались при температурах 9,3—10,0° *(I)* и 18,7—19,0° *(II)* в темноте *(1)* и при всем видимом свете *(2)*

А — бластула, *Б* — хвостовая почка, *В* — стадия роста хвостового участка, *Г* — при выклеве

Среднее количество метамеров корюшки, развивавшихся на свету и в темноте при одной и той же температуре, различно: при развитии в темноте наблюдается увеличение общего числа метамеров (при высокой температуре на 6,5; при низкой — на 5,8).

Среднее число метамеров эмбрионов, развивавшихся при разных температурах, но одинаковом освещении, показывает, что при низкой

Таблица 1

Количество метамеров у личинок корюшки при развитии эмбрионов при всем видимом свете и в темноте при разных температурах

Световые условия опыта	Температура в °С	Длина личинок в *мм*	Средн. колич. метамеров *		
			туловища	хвоста	всего
Вся видимая часть спектра	18,7—19,0	2,7—5,8	37,9 (37—40)	21,5 (21—22)	59,4 (56—67)
То же	9,3—10,0	3,1—6,1	40,0 (37—42)	21,5 (21—22)	61,5 (58—64)
Темнота	18,7—19,0	2,1—5,5	39,9 (38—43)	26,0 (21—36)	69,5 (59—75)
»	9,3—10,0	2,4—6,2	39,2 (37—41)	28,1 (21—37)	67,3 (59—77)

* В скобках даны пределы колебаний.

температуре увеличивается количество метамеров (на 2,1 при свете и на 1,4 — в темноте), причем, когда эмбрионы корюшки развиваются при свете, то увеличение среднего числа метамеров наблюдается только в туловищном отделе; при развитии в темноте — преимущественно в каудальной части эмбриона (табл. 1).

Длина личинок корюшки при выклеве, как и следовало ожидать, судя по литературным данным, больше при низкой температуре как при всем видимом свете (на 0,3—0,4 *мм*), так и в темноте (на 0,3—0,7 *мм*).

Сопоставление количества позвонков взрослых корюшек с числом метамеров личинок указывает, что только при всем видимом свете, независимо от температуры, наблюдаются колебания, сходные с таковыми у взрослых рыб. Что же касается темноты, то при обеих температурах зарегистрировано увеличение количества метамеров: при низкой температуре — на большее количество (на 7,3), чем при высокой (на 5,9) (табл. 1 и 2).

Таблица 2

Количество позвонков у взрослых корюшек

Пол	Длина в *мм*	Средн. колич. позвонков *		
		туловища	хвоста	всего
Самки	152—300	37,8 (37—39)	22,1 (22—23)	59,9 (56—61)
Самцы	142—201	37,5 (37—39)	22,5 (22—23)	60,0 (59—62)

* В скобках даны пределы колебаний.

Щука. На развитие эмбрионов щуки условия освещения влияют еще больше, чем на яйца корюшки. В опытах при освещении яиц всей видимой частью спектра наибольшая гибель при температуре 7° наблюдалась на стадии роста каудального отдела эмбриона, на которой обычно происходит выклев личинок; при температуре 19° — на стадии хвостовой почки (так же, как и у корюшки). В темноте при обеих температурах в большинстве опытов зарегистрировано недоразвитие хвостового участка эмбриона и образование уродств: короткий и острый хвостовой стебель, хвостовой участок под прямым углом к продольной оси тела или загнутый спирально, разбухший перикардиум и др. При высокой температуре развитие эмбрионов щуки в темноте продолжалось с частичной гибелью только до стадии хвостовой почки, и затем все эмбрионы погибали; при низкой температуре в большинстве серий небольшой выклев эмбрионов наблюдался только на стадии хвостовой почки. У этих эмбрионов было зарегистрировано количество туловищных метамеров меньше обычного (30,0). В одной серии при большом отмирании эмбрионов в темноте часть личинок все же выклюнулась (1,1%) с увеличенным количеством хвостовых метамеров (табл. 3).

В условиях освещения яиц щуки видимой частью спектра без красных лучей развитие при обеих температурах также показало наибольшее отмирание эмбрионов в период образования хвостовой почки, причем при высокой температуре (18,9°) погибло больше (до 93,6%), чем при низкой (при 6,8° до 75,6%). При высокой температуре эмбрионы щуки вылуплялись недоразвившимися, на той же стадии хвостовой почки и большинство из них сразу погибало. Количество туловищных метамеров у таких эмбрионов, при длине их 3,0—3,2 *мм* равнялось 18. С хвостами вылуплялась небольшая часть личинок (от 0,7 до 7,5%) и только при низкой температуре.

Длина личинок щуки при выклеве при освещении всей видимой частью спектра была наибольшей по сравнению с таковой в других сериях опытов. Температура при свете оказала обычное (по температурным данным) действие на длину личинок: при низкой температуре личинки выклевывались более длинными (на 0,6—1,1 *мм*).

Темп развития эмбрионов щуки при разном освещении (три серии), но одинаковой температуре различен. Приводим данные экспериментов при температуре 7,2°. Скорость развития эмбрионов щуки от вылупления до стадии бластулы одинакова во всех трех сериях, но, начиная с указанной стадии, эмбрионы, развивавшиеся в темноте и в условиях

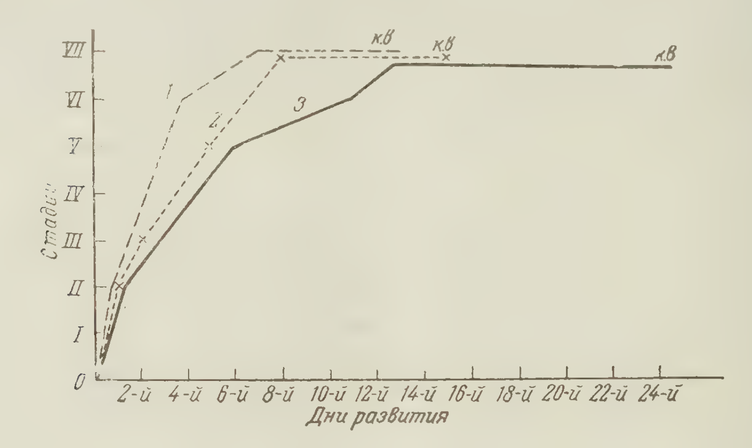


Рис. 2. Скорость развития эмбрионов щуки по стадиям при температуре 7,2° в разных условиях освещения

I — при всей видимой части спектра, *2* — при видимой части спектра без красных лучей, *3* — в темноте; стадии: *O* — оплодотворение, *I* — дробление, *II* — бластула, *III* — начало гаструляции, *IV* — закрытие бластопора, *V* — стадия хвостовой почки, *VI* — начало роста хвостового участка, *VII* — длина эмбриона достигает полутора оборотов икринки (стадия, при которой обычно наступает выклев личинки); *К.в* — конец вылупления

освещения без красных лучей, начинают отставать в развитии от эмбрионов, которые освещались всеми лучами спектра. К стадии хвостовой почки это отставание развития в темноте исчислялось уже в 5 дней, а в серии без красных лучей — в 4 дня (рис. 2).

Различные световые условия влияют также и на процесс вылупления эмбрионов рыб, как было ранее указано автором (Любицкая, 1951, 1956). В опытах с эмбрионами щуки прежние наблюдения подтвердились. В серии без тепловых лучей вылупление эмбрионов наступило на 1 день позднее, чем в серии, освещенной всеми лучами спектра. Те эмбрионы, которые развивались в темноте, начали вылупляться на 6 дней позднее развивавшихся при всех лучах спектра.

Большие различия были установлены в длительности выклева (принимая во внимание одинаковое количество икринок в серии) эмбрионов щуки при освещении и в темноте. Вылупление при всех лучах спектра длилось 6 дней; в видимом свете без красных лучей — 7 дней, в темноте — 12 дней (рис. 2).

На основании этих опытов мы, как и прежде, считаем, что темнота подавляет действие железок вылупления.

Наблюдалась существенная разница в среднем количестве метамеров личинок щуки, эмбрионы которых развивались при различном освещении и в темноте. Только в условиях освещения всей видимой частью спектра и при высокой температуре (19°) среднее количество метамеров у выклюнувшихся щурят было близко к количеству позвонков

взрослых щук (тоже из Ладожского озера) и равнялось 62,2 (туловищных 39,4; хвостовых 22,8) (табл. 3 и 4). Во всех остальных сериях опытов наблюдались отклонения в сторону увеличения или уменьшения среднего числа метамеров. В условиях освещения эмбрионов щуки видимой частью спектра без красных лучей при высокой температуре, аналогичной температуре предыдущей серии опыта, было зарегистрировано

Таблица 3

Изменение числа метамеров личинок щуки, развивавшихся при различных условиях освещения и температуры

Световые условия	Температура, °С	Длина личинок в *мм*	Средн. колич. метамеров *		
			туловища	хвоста	всего
Вся видимая часть спектра	19,0	5,3—6,9	39,4 (39—41)	22,8 (22—24)	62,2
То же	7,0	6,4—7,5	38,7 (35—42)	29,0 (24—35)	67,7 (59—74)
Видимая часть спектра без красных лучей	18,9	3,0—3,2**	18,0	—	18,0
То же	6,8	4,9—7,1	39,1 (32—42)	29,3 (28—31)	68,4 (63—73)
Темнота	18,9	Развитие только до стадии хвостовой почки			
»	6,8	2,9—4,3	30,0 (24—32)	— —	30,0 (24—32)
»	6,8	—	38,0 (35—42)	28,4 (24—32)	66,4 (63—71)

* В скобках даны пределы колебаний.
** Гибель или вылупление на стадии хвостовой почки.

Таблица 4

Количество позвонков у взрослых щук Ладожского озера

Пол	Длина в *см*	Средн. колич. позвонков *		
		туловища	хвоста	всего
Самки	44,5—70,0	41,4 (40—42)	20,1 (19—22)	61,5 (59—63)
Самцы	40 —51	40,2 (40—41)	20,2 (19—21)	60,4 (59—62)

* В скобках даны пределы колебаний.

только 18 метамеров вследствие недоразвития личинки, а в темноте развитие совсем прекратилось и даже указанного количества метамеров обнаружить не удалось. При низкой температуре наблюдалось увеличение числа метамеров в каудальном отделе личинок во всех сериях как при свете, так и в темноте, но корреляции между числом метамеров эмбриона и длиной личинок установить не удалось. Наибольшее число метамеров при низкой температуре зарегистрировано при развитии эмбрионов щуки в видимой части спектра без красных лучей; наименьшее — в темноте и среднее — во всей видимой части спектра.

При изучении дальнейшего развития личинок в целях регистрации начала охрящевения дуг и тел позвонков было установлено, что темнота сильно затормаживает также и процессы гистологической дифференциации тканей. При развитии личинок щуки при температуре 7° в серии всей видимой части спектра охрящевение дуг позвонков было зарегистрировано на 22-й день после выклева; в серии видимой части спектра без красных лучей — на 28-й день, а в темноте — на 68-й день (рис. 3).

Окунь. Сравнение чувствительности яиц окуня к свету и темноте при различных температурах показало наибольшую гибель эмбрионов в темноте при обеих температурах. Основной период, в который происходила гибель эмбрионов, приходился на окончание инкубации — уже после образования хвостового участка эмбрионов. Высокая температура снижала выживание эмбрионов окуня и при свете и в темноте, так же, как у корюшки (рис. 4).

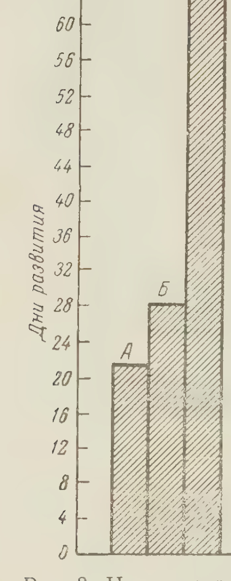
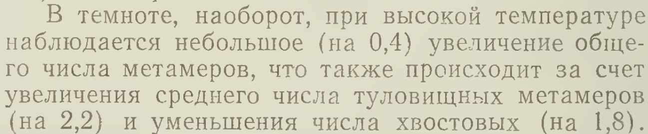


Рис. 3. Начало охрящевения дуг и тел позвонков личинок щук при различном освещении и одинаковой температуре

А — все видимые лучи, *Б* — видимые лучи без красного света, *В* — темнота

Среднее количество метамеров эмбрионов окуня, развивавшихся на свету и в темноте при одной и той же температуре различно: при развитии в темноте наблюдается увеличение общего числа метамеров. При высокой температуре увеличение среднего числа метамеров (на 5,0) происходит как за счет туловищных (на 3,0), так и хвостовых (на 2,0) (табл. 5). При низкой температуре в темноте увеличение числа метамеров (на 4,1) происходит только за счет каудального отдела (на 4,8); в туловище, наоборот, среднее количество метамеров несколько уменьшается (на 0,7).

Среднее количество метамеров эмбрионов, развивавшихся при разных температурах, но одинаковом освещении, показывает, что при свете и низкой температуре наблюдается небольшое увеличение (0,5) среднего числа метамеров личинок окуня, происходящее за счет увеличения числа туловищных (на 1,5) и уменьшения числа хвостовых (на 1,0) метамеров.



В темноте, наоборот, при высокой температуре наблюдается небольшое (на 0,4) увеличение общего числа метамеров, что также происходит за счет увеличения среднего числа туловищных метамеров (на 2,2) и уменьшения числа хвостовых (на 1,8).

По длине личинок окунь не составляет исключения по сравнению с другими рыбами, яйца которых подвергались эксперименту: независимо от освещения, как и в других опытах, бóльшая длина личинок окуня наблюдалась при более низкой температуре (на 0,2 *мм* при свете и на 0,2—2,1 *мм* в темноте).

Сравнение среднего числа метамеров выклюнувшихся личинок с количеством позвонков взрослых окуней показывает, что только при всем видимом свете у личинок зарегистрировано число метамеров, близкое общему числу позвонков, с колебаниями в количестве туловищных и хвостовых. В темноте наблюдается увеличение общего числа метамеров (на 5,0 при высокой температуре и на 4,1— при низкой) за счет числа каудальных, по сравнению с числом позвонков (табл. 6).

Ерш. С эмбрионами ерша были проведены опыты (по три серии), аналогичные опытам с эмбрионами щуки.

При освещении эмбрионов ерша всей видимой частью спектра при температуре 17,7° выклев нормальных личинок наблюдался в 40,1% случаев. Наибольшее отмирание эмбрионов зарегистрировано на стадиях роста хвостового участка (59,9) (рис. 5). Количество метамеров у выклюнувшихся личинок ерша при указанной температуре и при длине их от 4,0 до 4,5 *мм* в среднем равнялось 36,6 с колебаниями от 36 до 37: 13—15 туловищных (среднее — 13,6) и 22—24 каудальных (среднее — 23,0). При развитии эмбрионов ерша при низкой температуре 8,7° была зарегистрирована несколько меньшая гибель (54,6) также на ста-

диях роста хвостового участка. Количество метамеров колебалось от 36 до 38 при среднем их числе, равном 36,5: 13—15 туловищных (среднее — 13,5) и 23 хвостовых при длине эмбрионов от 4,1 до 4,5 *мм*.

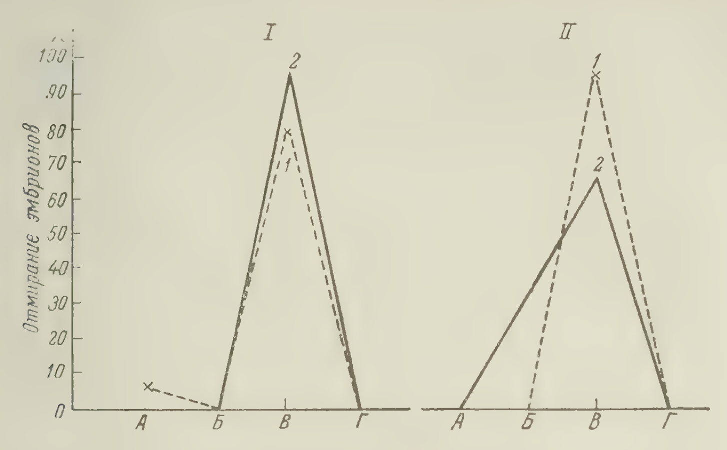


Рис. 4. Отмирание эмбрионов окуня, яйца которых инкубировались при температурах 10,7—12,3° *(I)* и 17,9—18,3° *(II)* при всем видимом свете *(1)* и в темноте *(2)*. Остальные обозначения те же, что на рис. 1

Эмбрионы ерша, развивавшиеся при освещении их всей видимой частью спектра, но без красных лучей при высокой температуре поги-

Таблица 5

Количество метамеров у личинок окуня при развитии эмбрионов при всем видимом свете и в темноте

Световые условия опыта	Температура в °С	Длина личинок в *мм*	Средн. колич. метамеров *		
			туловища	хвоста	всего
Вся видимая часть спектра То же	18,1— 18,3	2,4—6,4	16,0 (13—19)	26,0 (24—28)	42,0 (39—47)
» » » »	10,7— 12,2	3,0—6,6	17,5 (16—19)	25,0 (21—26)	42,5 (40—45)
Темнота »	17,9— 18,6	2,3—4,7	19,0 (19)	28,0 (26—30)	47,0 (45—49)
» »	10,7— 12,3	2,1—6,8	16,8 (14—19)	29,8 (26—38)	46,6 (42—52)

* В скобках даны пределы колебаний.

Таблица 6

Количество позвонков у взрослых окуней

Пол	Длина, *мм*	Средн. колич. позвонков *		
		туловища	хвоста	всего
Самки	27,4	17,5 (16—19)	22,5 (22—23)	40,0 (39—41)
Самцы	22,0—26,4	20,0 (20)	22,2 (22—23)	42,2 (42—43)

* В скобках даны пределы колебаний.

бали на стадии хвостовой почки (36,8%). Процент выклева был больше (на 23,1%), чем при всем видимом свете. Среднее количество метамеров у личинок при длине их от 4,6 до 4,8 *мм* равнялось 36,3: туловищных 12—14 (среднее 13,3) и хвостовых 22—24 (среднее 23,0). При тех же условиях освещения, но при температуре 8,7° наблюдался малый процент отмирания уже после образования хвостового стебля. Выклюнулось 80% личинок. Количество метамеров при длине личинок от 4,5

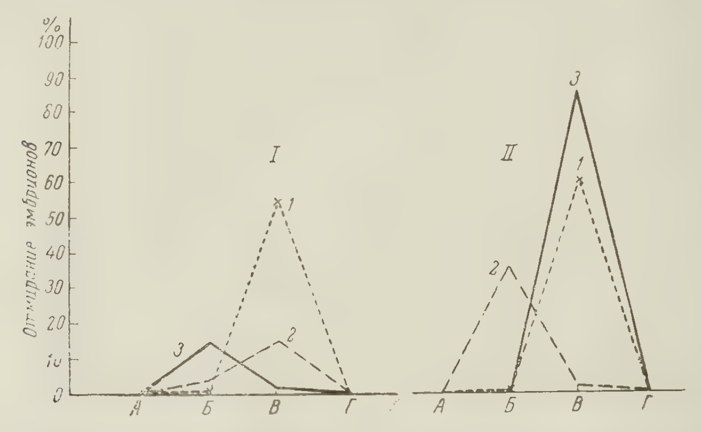


Рис. 5. Отмирание эмбрионов ерша при температурах 8,7° (*I*) и 17,7° (*II*) при всем видимом свете (*1*), в видимом свете без красных лучей (*2*) и в темноте (*3*). Остальные обозначения те же, что на рис. 1

до 4,8 у ерша колебалось от 35 до 37 (среднее 35,8) при среднем числе метамеров в туловище, равном 13,4 и в хвосте — от 22 до 24 (среднее 22,4).

В темноте при температуре 17,7° большое количество эмбрионов ерша (83,6%) погибло в период роста хвостового участка. Выжившие личинки имели почти одинаковое количество метамеров с личинками, развившимися на свету. Общее количество метамеров колебалось от 36 до 38, при среднем их числе 36,8; в туловище — 13,4, с колебаниями от 13 до 14 и в хвостовой части от 22 до 24 (среднее 22,4). При температуре 8,7°, а также в темноте наблюдался наибольший процент вы-

Таблица 7

Изменение числа метамеров личинок ерша, развивавшихся при различных условиях освещения и температуры

Световые условия опыта	Температура в °C	Длина в *мм*	Средн. колич. метамеров *		
			туловища	хвоста	всего
Вся видимая часть спектра	17,7	4,0—4,5	13,6 (13—15)	23,0 (22—24)	36,6 (36—37)
То же	8,7	4,1—4,5	13,5 (13—15)	23,0 (23)	36,5 (36—38)
Видимая часть спектра без красных лучей	17,5	4,6—4,8	13,3 (12—14)	23,0 (22—24)	36,3 (36—37)
То же	8,1	4,5—4,8	13,4 (13—14)	22,4 (22—24)	35,8 (35—37)
Темнота	17,7	4,2—5,1	14,2 (14—15)	22,6 (22—23)	36,8 (36—38)
»	8,7	4,2—4,5	14,0 (13—15)	23,4 (23—24)	37,4 (36—38)

* В скобках даны пределы колебаний.

клева (85,6%) по сравнению с другими сериями опытов и отмирание в период образования хвостовой почки. Среднее количество метамеров при длине личинок от 4,2 до 4,5 *мм* изменялось также в сторону наибольшего увеличения их числа: при количестве метамеров равном 37,4 зарегистрированы колебания от 36 до 38; туловищных 13—15 (среднее 14,0), хвостовых 23—24 (среднее 23,4) (табл. 7 и 8).

Следовательно, наблюдения над развитием яиц ерша показали, что свет и отсутствие его не менее, чем температура, оказывают влияние

Таблица 8

Количество позвонков у взрослых ершей Ладожского озера

Пол	Длина в *см*	Средн. колич. позвонков *		
		туловища	хвоста	всего
Самки	10,5—14,9	14,7 (14—15)	21,4 (21—22)	36,1 (36—37)
Самцы	12,2—15,0	13,6 (13—15)	21,0 (20—22)	34,6 (33—36)

* В скобках даны пределы колебаний.

на формирование эмбрионов этих рыб. При развитии во всем видимом свете общее среднее количество метамеров одинаково у ерша, независимо от температуры, разность которой в изложенных опытах была равна 9,0°. Отсутствие красных лучей способствует уменьшению общего количества метамеров при низкой температуре по сравнению со всей видимой частью спектра. В темноте увеличивается общее среднее количество метамеров, причем при низкой температуре больше (на 0,6), чем при высокой, за счет увеличения числа туловищных и хвостовых метамеров.

Сравнение числа метамеров опытных личинок с количеством позвонков взрослых ершей, взятых также из Ладожского озера, показывает, что у личинок наблюдаются отклонения в числе метамеров в сторону увеличения их количества, но в значительно меньшей степени, чем у щурят. Колебания числа метамеров, соответствующих нормальному количеству позвонков самок ерша, были зарегистрированы только в условиях освещения всем видимым светом и видимым светом без красных лучей при высокой температуре.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Стадия хвостовой почки при развитии эмбрионов рыб является наиболее четко реагирующей на отсутствие света. Свет необходим для нормального формирования метамеров каудального участка личинок рыб весеннего нереста; отсутствие всей видимой части спектра и тепловой его части вызывает аномальное развитие хвостового стебля, которое выражается или в увеличении и уменьшении числа метамеров или в образовании уродств. Чувствительность этой стадии к свету совпадает с реакцией ее на повышение и понижение температуры, что и следовало ожидать, так как в периоды интенсивной дифференциации клеток (например, при начале гаструляции) и при гистологической дифференциации развивающийся организм и отдельные его органы наиболее чувствительны к температуре (Любицкая, 1934, 1935, 1956; Любицкая и Светлов, 1934). Танинг (1952), изучая влияние температуры на развитие ручьевой и радужной форели, период образования метамеров хвос-

та назвал «сверхчувствительным». Орска (1957) эту стадию называет «нормальной», так как при действии холодом на развивающиеся эмбрионы тех же видов рыб число позвонков увеличивается, при действии теплом — уменьшается. Как показано нами, эта же стадия чувствительна и к свету. Установленный Орска второй период чувствительности — во время образования туловищных метамеров, который автор называет парадоксальным, вследствие того, что наблюдается обратная реакция организма (при развитии в низкой температуре уменьшается число позвонков, а при высокой — увеличивается), нами не выявлен. Судя по тому, что в некоторых сериях опытов наблюдалось отклонение числа метамеров только в туловище (у корюшки при всем видимом свете), надо полагать, что при определенном сочетании освещения и температуры можно выявить закономерности изменения количества метамеров, связанные с влиянием различных частей спектра и темноты, и в период образования метамеров туловища эмбрионов рыб.

ВЫВОДЫ

1. Видимый свет не менее, чем температура, является важным внешним фактором, определяющим жизнеспособность эмбрионов рыб, изменяющим темпы развития и процессы дифференциации тканей.

2. Влияние всего видимого света неодинаково на эмбрионы различных видов рыб (корюшки, щуки, окуня и ерша) и находится в непосредственной связи с температурными условиями развития.

3. Икра щуки и окуня независимо от температуры выживает лучше при всех лучах спектра. Темнота приводит к увеличению отмирания икринок этих рыб: гибель эмбрионов происходит на разных стадиях развития, но преимущественно на стадии хвостовой почки — периода интенсивной дифференциации тканей.

4. Икра корюшки и ерша больше реагирует на температуру, чем на свет: у ерша при низкой температуре в темноте наблюдается наибольший процент выклева; у корюшки, наоборот, наибольший процент выклева зарегистрирован при высокой температуре и при свете.

5. Среднее число метамеров личинок указанных четырех видов рыб подвержено большим колебаниям (до 7,9), при которых существенное значение имеет преобладание того или иного внешнего фактора в период формирования хвостового участка эмбриона.

6. Среднее число метамеров личинок, развивавшихся при свете и в темноте и при одинаковой температуре, различно: при развитии в темноте у корюшки, окуня и ерша общее среднее число метамеров увеличивается в основном за счет хвостового стебля по сравнению с развитием при свете; у щуки в темноте, наоборот, у большинства личинок наблюдается недоразвитие хвостового стебля или образование уродств. При низкой температуре наблюдается увеличение общего числа метамеров у корюшки и ерша в темноте, у щуки — при свете. Обособленно стоит развитие окуня, у которого зарегистрировано увеличение общего числа метамеров при высокой температуре и при свете.

7. Выключение красной (тепловой) части спектра влечет за собой изменение дифференциации тканей в зависимости от температуры, при которой происходит развитие эмбрионов рыб: при низкой температуре у щуки наблюдается увеличение среднего числа метамеров (наибольшее из шести серий), в противоположность ершу, у которого, наоборот, зарегистрировано наименьшее число метамеров (из всех шести серий); при высокой температуре у щуки наблюдается наибольшее отмирание эмбрионов в период образования хвостовой почки и выклев на этой же стадии с малым числом метамеров. У ерша при отсутствии красных лучей спектра и высокой температуры процент выклева больше, чем

при всем видимом свете, но среднее число метамеров наименьшее, по сравнению с развитием при свете и в темноте.

8. На скорость образования хрящевых элементов позвоночника личинок более существенное влияние оказывает отсутствие света (темнота), чем температура.

ЛИТЕРАТУРА

Любицкая А. И., 1934. К изучению температурного эффекта в явлениях морфогенеза. I. О характере зависимости скорости развития грудных плавников Salmo trutta L. morpha fario от температуры, Тр. лабор. экспер. зоол. и морфол. АН СССР, т. 3.— 1935. Zur Erforschung der Temperatureffekts in Morphogenese. II. Einfluß der Temperatur auf die Entwicklungspeschwindigkeit und Wachstum des Embryos von Salmo trutta L. morpha fario, Zool. Jb., Abt. Zool. и Physiol., Bd. 54, H. 4.— 1951 Влияние различных участков видимого спектра и ультрафиолетовых лучей на этапы развития рыб, Докл. АН СССР, т. LXXX, № 6.— 1952. К изучению температурного эффекта в явлениях морфогенеза. III. Скорость развития органов ручьевой форели (Salmo trutta L. morpha fario) при воздействии различных температур, Изв. Естеств. научн. ин-та им. Лесгафта, Акад. пед. наук. РСФСР, т. XXV.— 1956. Влияние различных участков видимой части спектра на стадии развития эмбрионов и личинок рыб, Зоол. ж., т. XXXV, вып. 12.

Любицкая А. и Светлов П., 1934. Differentialbeschleunigungen der Entwicklungsstadien der Brustflossen bei der Bachforelle unter Temperatureinwirkung, Biol. Ztrbl., Bd. 54, H. 3/4.

Dannevig A., 1950. The Influence of the Environment on Number of Vertebrae in Place, Fiskeridirektoratets skrifter serie Havundersøkelser, vol. IX, № 9.

Heilbrunn L., 1948. An Outline of General Physiology, W. B. Saunders Co. Philadelphia.

Lindsey C, 1958. Modification of Meristic Characters by Light Duration in Kokance, Oncorhynchus nerka, Copeia, № 2.

McHugh J., 1954. The Influence of Light on the Number of Vertebrae in the Grunion Leuresthes tenuis, Copeia, № 1

Orska J., 1957. The Influence of Temperature on the Development of the Skeleton in Teleostes, Zool. Polon., vol. 7.

Schmidt J., 1918. Racial Studies in Fishes. 1. Statistical Investigations with Zoarces viviparus L., J. Genetics, vol. VII.— 1919. Racial Studies in Fishes. II. Experimental Investigations with Lebistes reticulatus, J. Genetics, vol. VIII, № 3.— 1921. Racial investigations. VII. Annual Fluctuations of Racial Characters in Zoarces viviparus L., Compt. Rend. Lab. Carlsberg, vol. 14 (15).

Smith V., 1916 Effect of Light on the Development of Young Salmon, Puget Sound Marine Station Publication, vol. I, № 11.

Taning A., 1944. Experiments on Meristic and Other Characters in Fishes. I. On the Influence of Temperature on Some Meristic Characters in Sea and Fixation Period of These Characters, Medd. fra komm. Danmark Fisk Havunders, Ser. Fisk., 11 (3).— 1952. Experimental Study of Meristic Characters in Fishes, Biol. Rev. Camb. Phylos. Soc., vol. 27, № 2.

Vladykov V., 1934. Environment and Taxonomic Character of Fishes, Trans. Roy. Canad. Inst., vol. 20.

ACTION OF THE VISIBLE LIGHT, ULTRAVIOLET RAYS AND TEMPERATURE ON BODY METAMERY IN FISHES

PART I. ACTION OF DIFFERENT PORTIONS OF VISIBLE SPECTRUM, OF DARKNESS AND TEMPERATURE ON THE SURVIVAL AND BODY METAMERY OF FISHES

A. I. LUBITZKAJA

Zoological institute of the USSR Academy of Sciences (Leningrad)

Summary

The study of bory metamery in four spring-spawning fishes (Osmerus eperlanus eperlanus L., Esox lucius L., Acerina cernua L. and Perca fluviatilis L.) showed the number of metameres formed to depend upon the conditions of illumination, darkness and temperature. The tail bud stage, the period of tail blastomeres formation, is the most sensitive one; during this period the absence of light leads to fluctuations in body metamery causing either an increase or a decrease in the number of metameres and malformations of the tail stem in larvae.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 3

ПТИЦЫ АНИКЕЕВСКОГО ЛЕСНИЧЕСТВА КИРОВОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ И СОСЕДНИХ ПОЛЕЗАЩИТНЫХ ЛЕСНЫХ ПОЛОС

А. С. БУДНИЧЕНКО

Тамбовский государственный педагогический институт

ВВЕДЕНИЕ

Процесс формирования фауны в лесных полезащитных насаждениях требует дальнейшего изучения. Особенно важно изучение фауны птиц, поскольку активное вмешательство в процесс её формирования поможет с бо́льшим успехом вести борьбу с вредителями как сельского, так и лесного хозяйства.

Наши исследования проводились в 1955 (вторая половина мая и 1-я декада июня) и 1956 гг. (середина февраля) на территории Аникеевского лесничества (Мало-Висковский р-н Кировоградской обл.) и окружающих его полезащитных лесных полос.

В 1949 г. здесь побывал В. И. Таращук, однако в своей работе он не приводит полного списка птиц этого района. Кроме того, относительно нахождения там многих других видов, отмеченных В. И. Таращуком (1953), необходимы уточнения. Не приводит он данных и о составе зимующей фауны.

Учет птиц производился в насаждениях различных типов и возрастов по утрам с 5 до 10 час. Определение коллекции птиц до подвида было проведено в Зоологическом музее Московского университета.

Пользуясь случаем, выражаю искреннюю благодарность Н. А. Гладкову и Е. П. Спангенбергу за помощь при определении коллекции птиц, а также директору Аникеевского лесхоза А. С. Логинову, предоставившему мне возможность работать в лесничестве.

ПТИЦЫ АНИКЕЕВСКОГО ЛЕСНИЧЕСТВА

По своему назначению леса Аникеевского лесничества относятся к водоохранной зоне. Они посажены на базе старых байрачных лесов. Общая площадь Аникеевского лесничества вместе с Ново-Миргородским лесным урочищем составляет более 3500 *га*. Первые лесные посадки были произведены в 1880—1885 гг. Состав насаждений разнородный: ясень, дуб, берест, клен остролистный, липа, ива, осина и тополь. Господствующие породы — дуб и ясень. Хорошо развитый подлесок состоит преимущественно из желтой акации, крушины, бирючины и шиповника. Высота древостоя в зависимости от возраста — от 5—7 до 15—20 *м*, подлеска — от 0,5 до 1,5 *м*. Густота средняя.

На территории исследованного лесничества в период работы нами были зарегистрированы следующие виды птиц (см. таблицу).

Таким образом, всего в Аникеевском лесничестве нами было отмечено летом и зимой 57 видов птиц, из которых подавляющее большинство (53 вида, 93%) гнездящиеся, остальные четыре вида (7%) прилетно-зимующие.

Из числа гнездящихся птиц наиболее многочисленны: зяблик, скворец, иволга, овсянки (обыкновенная и садовая), славки (черноголовая и серая), соловьи, дрозды (певчий и черный), кукушка, удод, синица большая, сорокопут-жулан, мухоловка серая, пеночка-весничка, дубо-

Видовой состав гнездящихся и зимующих птиц в Аникеевском лесу, полезащитных полосах и в других районах

Виды птиц	Лесничества		Полезащитные лесные полосы			
			Мало-Висковского р-на			
	Аникеевское	Велико-Анадольское (Будниченко, 1949, 1950, 1955)	Колхозно-совхозные полосы, возраст до 10 лет	Те же полосы, возраст 10—20 лет	Старые полосы Аникеевского лесничества, возраст 50—55 лет	Мариупольской лесоопытной станции (Будниченко, 1949—1955)
Обыкновенный перепел (Coturnix coturnix coturnix L.)	—	—	++г	++г	++г	+*
Серая куропатка (Perdix perdix lucida L.)	+гз	+гз	—	—	(+)г	(+)гз*
Витютень (Columba palumbus palumbus L.)	+г	+г	—	—	+г	+г
Европейская горлинка (Streptopellia turtur turtur L.)	+++г	++г	—	+г	++г	+г
Балобан (Falco cherrug Gray)	—	+г	—	—	—	—
Чеглок (F. subbuteo L.)	—	(+)г	—	—	—	—
Пустельга обыкновенная (F. tinnunculus tinnunculus L.)	(+)г	(++)г	—	—	(+)г	+г
Обыкновенный кобчик (F. vespertinus vespertinus L.)	(+)г	++г	—	—	(+)г	+г
Ястреб-тетеревятник (Accipiter gentilis L.)	+гз	—	—	—	—	—
Ястреб-перепелятник (A. nisus L.)	++гз	++з	—	—	—	—
Коршун черный (Milvus korschun korschun Jm.)	++г	++г	—	—	++г	(+)г
Канюк рыжий (Buteo buteo vulpinus Glog.)	++г	++г	—	—	++г	(+)г
Зимняк (B. lagopus Brünn)	++з	++з	—	—	++з	—
Ушастая сова (Asio otus otus L.)	(+)	+гз	—	—	—	—
Болотная сова (A. flammeus flammeus Pont.)	+г	++гз	—	—	—	+гз
Сплюшка (Otus scops L.)	+г	+++г	—	—	—	+г
Обыкновенная кукушка (Cuculus canorus canorus L.)	+++г	++г	—	++г	+++г	++г
Козодой (Caprimulgus europaeus L.)	+г	(+)г	—	—	—	—
Обыкновенная сизоворонка (Caracius garrulus garrulus L.)	++г	+г	—	—	—	—
Золотистая щурка (Merops apiaster L.)	+г	++г	—	+г	—	+г
Удод (Upupa epops L.)	+++г	++г	+г	+г	—	+г
Дятел большой пестрый (Dendrocopus major major) L.)	++г	++гз	—	—	++гз	+гз
Вертишейка (Jynx torquilla L.)	—	(+)г	—	—	—	+г
Ворон (Corvus corax L.)	+гз	—	—	—	—	—
Ворона серая (C. corone cornix L.)	++гз	++гз	—	—	+г	+гз
Грач (C. frugilegus frugilegus L.)	(+++)гз	(+++)гз	—	—	(+)г	(++)гз
Галка (C. monedula monedula L.)	++гз	++гз	—	—	—	
Сорока (Pica pica fennorum Lönnb.)	++гз	++гз	—	+з	(+)	+гз
Обыкновенная сойка (Garrulus glandarius glandarius L.)	++гз	+г	—	—	—	—

* Гнездится преимущественно по шлейфам и просекам

Виды птиц	Лесничества		Полезащитные лесные полосы			
			Мало-Висковского р-на			
	Аникеевское	Велико-Анадольское (Будниченко, 1949, 1950, 1955)	Колхозно-совхозные полосы, возраст до 10 лет	Те же полосы, возраст 10—20 лет	Старые полосы Аникеевского лесничества, возраст 50—55 лет	Мариупольской лесоопытной станции (Будниченко, 1949—1955)
Анатолийский скворец (Sturnus vulgaris purpurascens But.)	+++г	++++г	—	—	(++г)	++г
Обыкновенная иволга (Oriolus oriolus oriolus L.)	++++г	++г	—	+++г	++++г	++г
Кавказский дубонос (Coccothraustes coccothraustes nigricans But.)	+++г	—	—	—	+++гз	—
Европейская зеленушка (Chloris chloris chloris L.)	+++гз	++г	—	+г	++г	++г
Европейский щегол (Carduelis carduelis carduelis L.)	+++гз	++гз	—	++г	+++гз	++гз
Обыкновенная коноплянка (C. cannabina cannabina L.)	++гз	(+)г	+г	++г	++гз	—
Восточноевропейский снегирь (Pyrrhula pyrrhula pyrrhula L.)	++з	++з	—	—	—	++з
Обыкновенная чечевица (Erythrina erythrina erythrina Pall.)	—	++г	—	—	—	+г
Европейский зяблик (Fringilla coelebs coelebs L.)	++++г	+++г	—	++г	+++г	+++г
Воробей домовый (Passer domesticus domesticus L.)	+++гз	+++гз	—	—	—	—
Воробей полевой (P. montanus montanus L.)	++гз	+гз	—	+г	++г	+г
Овсянка обыкновенная (Emberiza citrinella erythrogenis Br.)	++++гз	+++гз	++г	+++гз	++++гз	++гз
Овсянка садовая (E. hortulana L.)	++++г	+++г	+++г	+++г	++++г	+++г
Трясогузка белая (Motacilla alba alba L.)	++г	++г	—	—	++г	++г
Трясогузка желтая (M. flava flava L.)	—	—	—	—	—	+г
Конек полевой (Anthus campestris campestris L.)	—	—	++г	+г*	—	—
Конек лесной (A. trivialis trivialis L.)	++г	—	—	—	++г	—
Обыкновенная пищуха (Certhia familiaris familiaris L.)	++з	+з	—	—	—	+з
Синица большая (Parus major major L.)	+++гз	++г	—	+г	++гз	+гз
Лазоревка (P. coeruleus coeruleus L.)	++гз	+гз	—	—	—	—
Синица-московка (P. ater ater L.)	—	+з	—	—	—	—
Синица хохлатая (P. cristatus L.)	—	+з	—	—	—	—
Синица длиннохвостая (Aegithalos caudatus caudatus L.)	++гз	+з	—	—	—	—
Королек желтоголовый (Regulus regulus regulus L.)	—	+з	—	—	—	+з
Сорокопут чернолобый (Lanius minor Gmelin)	++г	+++г	+г	++++г	+++г	+++г
Сорокопут-жулан (L. collurio collurio L.)	+++г	++г	+г	++г	++++г	+++г

Виды птиц	Лесничества		Полезащитные лесные полосы			
			Мало-Висковского р-на			
	Аникеевское	Велико-Анадольское (Будниченко, 1949, 1950, 1955)	Колхозно-совхозные полосы, возраст до 10 лет	Те же полосы, возраст 10—20 лет	Старые полосы Аникеевского лесничества, возраст 50—55 лет	Мариупольской лесоопытной станции (Будниченко, 1949—1955)
Обыкновенный свиристель (Bombicilla gorrulus gorrulus L.)	—	+з	—	—	—	+з
Мухоловка серая (Muscicapa striata striata Pall.)	++г	+г	—	—	++г	+г
Мухоловка малая (M. parva parva Bechst.)	++г	+г	—	—	++г	+г
Пеночка-весничка (Phyllos-copus trochilus acredula L.)	+++г	++г	—	—	—	—
Пеночка-трещотка (Ph. sibilator Bechst)	++г	—	—	—	—	—
Зеленая пересмешка (Hippoleus icterina icterina Viell.)	+г	—	—	—	—	—
Болотная камышовка (Acrocephalus palustris Bechst.)	+г	+г	—	—	—	+г
Славка черноголовая (Sylvia atricapilla atricapilla L.)	++++г	+++г	—	+г	+++г	++г
Славка серая (S. communis communis Latham)	++++г	++++г	+++г	++++г	++++г	+++г
Славка садовая (S. borin borin Bodd.)	—	++г	—	—	—	++г
Славка ястребиная (S. nisoria nisoria Bechst.)	—	++г	—	—	—	—
Славка-завирушка (S. curruca curruca L.)	—	(++)г	—	—	—	+г
Дрозд певчий (Turdus ericetorum philomelos Brhem)	++гз	+г	—	+г	+++гз	+г
Дрозд черный (T. merula merula L.)	+++гз	—	—	++г	+++гз	—
Дрозд-рябинник (T. pilaris L.)	++з	++з	—	—	—	—
Чекан луговой (Saxicola rubetra L.)	++г	—	++г	++г	+г	—
Соловей восточный (Luscinia luscinia L.)	++++г	+++г	++г	++г	++++г	+++г
Варакуша (L. svecica L.)	+г	—	—	—	—	—
Обыкновенная зарянка (Erithacus rubecula rubecula L.)	+г	—	—	—	—	—
Всего птиц:						
гнездящихся	53+(4)	43+(7)	11	23	32+(5)	37+(4)
оседло-зимующих	20+(1)	13+(1)	—	2	8	9
прилетно-зимующих	4	10	—	—	1	4

Условные обозначения: г — гнездится; з — зимует; ++++ — вид относительно многочислен, +++ — обычен; ++ — малочислен, + — редок; (+) — в прежние годы вид гнездился, по наблюдениям 1955 г. на гнездовье не встречен; — вид не встречается

нос, зеленушка, щегол, воробей домовый, горлинка, а из хищников — коршун черный.

Редко встречаются на гнездовье: куропатка, витютень, рыжий канюк, большой пестрый дятел, сорока, сойка, синицы (лазоревка и длиннохвостая), пеночка-трещотка, зеленая пересмешка, варакуша, зарянка. Крайне редко встречается ворон. Отсутствуют обыкновенная пустельга, кобчик и сова ушастая, широко распространенные в подобных биотопах других районов.

Малочисленность указанных птиц объясняется, на наш взгляд, прежде всего, далеко не полным завершением формирования авифауны этого относительно молодого леса. Кроме того, часто недостаточно благоприятны для птиц состав и степень развития подлеска, рубка и вывоз древесины в период гнездования птиц, выпас скота в насаждениях, а также факты преднамеренного истребления не только грачей, но и коршунов. За 1 день — 20 мая 1955 г. было истреблено 20 коршунов. Что касается кобчика и пустельги, то отсутствие их в Аникеевском лесничестве мы объясняем прежде всего, полным изгнанием отсюда грачей, а также малочисленностью сороки, в гнездах которой, как известно, гнездятся эти хищники (Будниченко, 1940, 1950).

С целью выяснения общих закономерностей формирования авифауны мы произвели сравнение ее состава в Аникеевском лесничестве и в Велико-Анадольском лесном массиве. Это сравнение прежде всего показало (см. таблицу) наличие довольно большого сходства в видовом составе птиц обоих названных районов, в первую очередь птиц, которые составляют основу формирующегося орнитоценоза в подобных лесонасаждениях: куропатка, горлинка, удод, коршун черный, грач, сорока, ворона, иволга, щегол, зяблик, зеленушка, воробьи (домовый и полевой), овсянки (обыкновенная и садовая), сорокопуты (чернолобый и жулан), славки (черноголовая и серая), пеночка-весничка, соловей, кукушка, а также кобчик, пустельга и сплюшка, если имеются для них соответствующие гнездовые условия.

В обоих массивах постоянно гнездятся и дуплогнездники: большой пестрый дятел, скворец, синицы (большая и лазоревка), мухоловки (серая и малая). Однако численность этих птиц, за исключением скворцов, гнездящихся в скворешнях, все еще крайне незначительна, особенно лазоревки.

По нашим подсчетам, в Аникеевском лесничестве в дощатых скворешнях гнездилось около 375 пар скворцов, а в Велико-Анадольском в бутылочных тыквах, по данным того же года, еще больше — 650—700 пар. Часть из них как в первом, так и во втором случаях гнездилась и в дуплах деревьев. Поэтому в целях привлечения птиц-дуплогнездников следует повсеместно в плановом порядке организовывать развешивание в лесонасаждениях искусственных гнездовий, особенно из бутылочной тыквы. Что же касается кобчика и пустельги, то для их привлечения необходимо сохранить на территории искусственных лесонасаждений хотя бы небольшие колонии грачей, а также гнезда сороки.

Наблюдаются и известные различия в видовом составе птиц рассматриваемых районов. Большее число гнездящихся птиц оказалось в Аникеевском лесничестве (53 вида — на 10 видов больше, чем в Велико-Анадольском). Из числа этих птиц только в Аникеевском лесничестве гнездятся следующие: ворон, дубонос, лесной конек, длиннохвостая синица, пеночка-трещотка, пеночка-пересмешка, черный дрозд, чекан луговой, варакуша, зарянка. Причина этого, очевидно, в близости Аникеевского лесничества к естественному лесному массиву — Черному и Нерубаевскому лесу, а также и в том, что основу его составляют старые байрачные леса.

Вторая особенность состава авифауны Аникеевского лесничества заключается в том, что здесь наблюдается довольно большая общая плотность населения птиц, достигающая в среднем 23—25 пар на 1 *га* леса. Это мы объясняем лучшей конструкцией типов насаждений и хорошим общим состоянием описываемого лесничества. Здесь, как правило, преобладает смешанный тип лесопосадок, относительно велика площадь старых и зрелых высокоствольных насаждений, лучше состояние подлеска и подроста. Благодаря этому в Аникеевском лесном массиве создались условия, во многом напоминающие таковые в естественных байрачных лесах и дубравах.

В то же время в составе авифауны Аникеевского лесничества, кроме кобчика, пустельги и ушастой совы, отсутствует еще ряд других видов: балобан, чечевица, славки (садовая, ястребиная и завирушка). Не приходилось встречать вертишейку и пеночку-теньковку, о чем пишет также В. И. Таращук (1953).

Важной особенностью авифауны Аникеевского лесничества является относительно большое разнообразие ее состава и в зимнее время. Здесь зимуют только из числа гнездящихся птиц 20 видов, что составляет 37,7%. Непосредственно в лесном массиве нами были отмечены куропатка, ястреб-перепелятник, большой пестрый дятел, ворон, серая ворона, сорока, сойка, дубонос, зеленушка, щегол, коноплянка, воробьи домовый и полевой (у жилых построек), овсянка обыкновенная, синицы (большая, лазоревка, длиннохвостая), дрозды (певчий и черный). Стаи зимующих грачей вместе с галками нам приходилось встречать вне лесного массива в 15—20 *км* от него. Но случается, что они залетают и сюда. Кроме того, отмечено четыре вида птиц из числа прилетно-зимующих: зимняк, снегирь, пищуха и дрозд-рябинник.

Таким образом, на территории Аникеевского лесничества всех зимующих птиц оказалось 24 вида, или 45,3% по отношению к летней фауне. Около 50% этих птиц — насекомоядные (синицы, дрозды, пищуха и др.) и, следовательно, также являются важным регулятором численности многих вредителей в зимнее время.

Концентрация птиц в зимнее время еще больше, чем летом, наблюдается среди лесонасаждений, где встречаются хотя бы изредка ягодные кустарники (крушина, бирючина, шиповник и др.).

Только в Аникеевском лесничестве зимуют: ворон, дубонос, зеленушка, дрозды — певчий и черный. В то же время в Аникеевском лесничестве мы не нашли ряд видов птиц, встречающихся на зимовье в Велико-Анадольском лесничестве: сову ушастую и болотную, синиц московку и хохлатую, желтоголового королька и свиристеля. Впрочем, это, может быть, зависело от непродолжительности наших зимних наблюдений.

Относительное богатство авифауны Аникеевского лесного массива по сравнению с таковой Велико-Анадольского лесничества объясняется, по-видимому, его близостью к естественным лесам, а также лучшими экотопическими условиями.

ПТИЦЫ ПОЛЕЗАЩИТНЫХ ЛЕСНЫХ ПОЛОС

Непосредственно вблизи Аникеевского лесного массива и в его окрестностях располагается несколько полезащитных лесных полос. Четыре ближайших из них находятся у северо-западной окраины лесного массива и входят в состав владений Аникеевского лесхоза.

Общая площадь этих полос — 47*га,* время посадки 1898—1901 гг. Направлены они с северо-востока на юго-запад, а по характеру конструкции относятся к типу непродуваемых. Ширина полос 40 *м*, длина ближайшей к лесному массиву полосы № 2 достигает 1130 *м,* самой дальней (№ 1) — 3260 *м*. Расстояние между первыми двумя полосами около 1400 *м*, между 3-й и 4-й — 700 *м*.

Древесно-кустарниковый состав полос также смешанный, основные породы — дуб, ясень обыкновенный и берест. В подлеске преобладает желтая акация, изредка встречается жимолость, а также кустики молодой поросли после рубки. Высота древостоя от 14—15 до 18—20 *м,* подлеска — от 0,75 до 1,25 *м*. Таким образом, Аникеевские лесополосы можно рассматривать как вполне зрелые и экотопически сложившиеся.

Кроме того, нами было обследовано около 250 *га* сравнительно молодых колхозных и совхозных полезащитных полос в возрасте от 5 до 15—20 лет, расположенных на различных расстояниях от Аникеевского лесного массива. В состав древесных пород в большинстве этих полос

входят ясень, дуб и реже — клен остролистный. Наряду с этим, имеются полосы, состоящие только из одной белой акации. Подлесок, где он имеется, обычно состоит из нескольких пород, но всегда с преобладанием желтой акации.

На территории лесополос из числа постоянно гнездящихся птиц нами было отмечено 36 видов, что составляет 68% к числу птиц, гнездящихся в Аникеевском лесном массиве. При этом и здесь гнездятся и наиболее обычны почти все те же виды птиц, что и в указанном лесничестве, в том числе дубонос, лесной конек, малая и серая мухоловки, певчий и черный дрозды и большой пестрый дятел. Из степных видов в этих полосах в настоящее время гнездятся, да и то не часто и лишь по шлейфам, только перепел и полевой конек.

При сравнении орнитофауны Аникеевских полезащитных лесных полос с Мариупольскими обнаружено большое сходство в их составе (см. таблицу). В то же время из таблицы видно, что в Аникеевских лесополосах отсутствует ряд видов птиц, гнездящихся в Мариупольских лесополосах и других подобных насаждениях. Это куропатка, кобчик, обыкновенная пустельга, болотная сова, сплюшка, грач, галка, сорока, чечевица, славки (садовая, завирушка и ястребиная), желтая трясогузка.

Врановые и куропатка здесь также преследуются. Отсутствие кобчика и пустельги объясняется изгнанием из лесополос врановых птиц. Что касается остальных, то они не гнездятся в Аникеевских лесополосах прежде всего потому, что эти полосы в своем большинстве еще молоды (10—20 лет) и очень разрежены, со слабо развитым подлеском и почти полным отсутствием подроста. Кроме того, перечисленные птицы пока что отсутствуют здесь или являются очень редкими и в других окружающих биотопах — Аникеевском лесном массиве, садах, балках и кустарниках. Однако и в Мариупольских лесополосах на гнездовье не оказалось: дубоноса, конька лесного, дрозда черного и чекана лугового. Впрочем, их нет, как и некоторых других, и в Велико-Анадольском лесном массиве, граничащем с данными лесополосами.

Следовательно, отсутствие некоторых видов как в Аникеевских, так и в Мариупольских лесополосах прежде всего объясняется, как мы уже отмечали и по отношению к лесным массивам, местными экотопическими условиями. Вторая важная причина сказанного — различия в составе фауны ближайших биотопов, являющихся источником их заселения. Вот почему, если учесть, что видовой состав птиц в полезащитных лесных полосах, как правило, аналогичен составу ближайших искусственных лесных массивов, то последние в свою очередь следует рассматривать, с чем соглашается и И. Б. Волчанецкий (1954), как один из важнейших источников заселения изученных нами лесополос.

Наши наблюдения показывают также, что ряд видов птиц встречается в полезащитных лесных полосах, преимущественно в зрелых и старых, и зимой: зимняк, дрозды (певчий и черный), синица большая, овсянка обыкновенная, дубонос, щегол, большой пестрый дятел и сорока. Однако встречаются они гораздо реже и в меньшем числе, чем в лесном массиве.

ПТИЦЫ ОКРЕСТНОСТЕЙ АНИКЕЕВСКОГО ЛЕСНИЧЕСТВА И МЕЖПОЛОСНЫХ ПОЛЕЙ

Окрестности Аникеевского лесничества представляют собой равнину, только местами пересеченную сравнительно небольшими балками. Все это пространство, включая и бо́льшую часть балок, занято полями. Естественная древесно-кустарниковая растительность даже по балкам встречается очень редко.

И в открытом поле и на межполосных полях в гнездовую пору были одинаково обычны следующие птицы: полевой жаворонок (Alauda

arvensis arvensis L.), степной жаворонок (Melanocorypha calandra L.), малый жаворонок (Calandrella cinerea brachydactyla Leisl.), хохлатый жаворонок (Galerida cristata cristata L.), европейский перепел (Coturnix coturnix coturnix L.), полевой конек (Anthus campestris campestris L.), степной лунь (Circus macrourus Gm.) и коростель (Crex crex L.).

Таким образом, всего в пределах открытого ландшафта обитает восемь видов, что составляет 13,1% гнездящихся в этом районе птиц. Наиболее часто гнездятся полевой, хохлатый и степной жаворонки и перепел. Остальные виды встречаются реже, особенно степной лунь, численность которого, по нашим наблюдениям, повсеместно из года в год падает. Зимой здесь встречаются только два вида птиц — жаворонки степной и хохлатый.

Итак, в районе нашего исследования, благодаря наличию искусственных насаждений — лесных массивов и полезащитных полос состав авифауны по сравнению с открытой степью увеличился только за счет гнездящихся видов с 8 до 65 видов. Это может служить наглядным подтверждением того, что со временем, когда обширные пространства нашей степи покроются густой сетью полезащитных, противоэрозионных и водоохранных насаждений и когда многие из них преобразуются в старые и высокоствольные лесные заслоны, состав фауны в этих насаждениях станет очень близким к тому, что наблюдается в настоящее время в ближайших их естественных аналогах — в дубровных и байрачных лесах лесостепи и степи. Что касается плотности, то она может оказаться даже гораздо выше, так как сочетание древесно-кустарниковых насаждений с открытым полем создаст особенно благоприятные условия для птиц. Об этом пишут также А. С. Мальчевский (1947) и А. Н. Мельниченко (1949).

Для быстрейшего и наиболее полного заселения птицами исследованных насаждений необходимо: 1) максимально улучшить гнездовые условия, особенно в подлеске и на опушках; 2) обязательно включать в состав лесонасаждений ягодные культуры; 3) организовать в широких масштабах развеску искусственных гнездовий, особенно из бутылочной тыквы; 4) строго охранять птиц и их гнезда.

ЛИТЕРАТУРА

Будниченко А. С., 1940. К вопросу о значении грача в агромелиоративных насаждениях, Тр. Зообиол. ин-та Харьковск. ун-та, т. 8—9.— 1949. Экологический очерк птиц Велико-Анадольского лесничества, Тр. Ставропольск. пед. ин-та, 5.— 1950. К экологии и хозяйственному значению кобчика и других птиц в полезащитных лесонасаждениях, Зоол. ж., т. XXIX, вып. 2.—1955. О составе фауны и хозяйственном значении птиц в полезащитных лесонасаждениях, Зоол. ж., т. XXXIV, вып. 5.

Волчанецкий И. Б., 1954. К орнитофауне северо-восточной Украины, Тр. ин-та биол. Харьковск. ун-та, т. 20.

Мальчевский А. С., 1947. Причины концентрации позвоночных животных в полезащитных полосах, Вестн. Ленингр. ун-та, № 10.

Мельниченко А. Н., 1949. Полезащитные полосы и размножение животных, полезных и вредных для сельского хозяйства, М.

Таращук В. И., 1953. Птицы полезащитных насаждений, Киев

BIRDS OF ANIKEEVSK FORESTRY, KIROVOGRAD REGION, AND OF ADJACENT FIELD-PROTECTIVE FOREST BELTS

A. S. BUDNICHENKO

Tambov State Pedagogical Institute

Summary

Due to the presence of artificial forest plantings: forest massives and forest shelter belts, the composition of avifauna in them, when compared to the open steppe, increased at the expense of nesting species only from 8 to 65 species. This makes us suggest that, when steppes are covered with a dense network of field-protective, anti-erosion and water-preserving stands, the composition of avifauna in them will be close to that found now in adjacent groove and ravine forests in the forest steppe and steppe.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 3

ПИТАНИЕ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ В ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

И. А. НЕЙФЕЛЬДТ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Решение практических задач, связанных с охраной или привлечением птиц в определенной местности, невозможно без знания биологии и кормовых связей отдельных видов. Для Карельской АССР необходимость накопления сведений по питанию воробьиных птиц очевидна, ибо только массовый и многолетний материал сможет послужить основой для выяснения значения этой группы животных в лесном и сельском хозяйстве края. В известной мне литературе по авифауне Карелии данные по питанию воробьиных птиц отсутствуют.

В 1954—1955 гг. во время работы на юге республики (главным образом, на стационаре в Пряжинском р-не) автору статьи удалось собрать некоторый материал, позволяющий составить общее представление о характере кормов, поедаемых воробьиными птицами. Анализу подверглось 620 желудков птиц 41 вида из отряда Passeriformes, а также пробы, полученные от гнездовых птенцов 16 видов с помощью методики А. С. Мальчевского и Н. П. Кадочникова[1]. Существенно дополнили работу непосредственные наблюдения у гнезд и за кормящимися взрослыми птицами.

В процессе полевой работы мне постоянно помогал студент Ленинградского университета А. В. Кречмар, а при обработке собранных материалов — Л. В. Арнольди, определивший насекомых, и П. И. Дорофеев, определивший семена растений.

Ниже в очень сжатом виде излагаются материалы по питанию отдельных видов воробьиных птиц.

Ворон (Corvus corax corax L.). Весной и летом, в период вывода и выращивания птенцов, вороны в поисках корма совершают значительные перелеты, часто по определенному маршруту. Они добывают пищу по берегам озер, нередко близ рыбных промыслов, на больших свалках, около боен; ловят также позвоночных на вырубках, болотах и в негустом лесу. С вылетом молодых выводки перекочевывают ближе к населенным пунктам, где нередки и зимой. Птицы подолгу кормятся на падали, найденной в лесу. В период созревания черники в местах, богатых этой ягодой, мне нередко попадались молодые вороны. В желудке птицы, добытой здесь, были ягоды черники и кости лягушки.

Серая ворона (C. corone cornix L.). Просмотр содержимого желудков добытых птиц, а также непосредственные наблюдения показали, что осенне-зимние и ранневесенние корма ворон состоят исключительно из отбросов, собранных на свалках и помойках, а также из падали. В летнем питании преобладали мелкие позвоночные животные (ящерицы, лягушки, рыба, реже — грызуны) и различные беспозвоночные: жуки (Agonum sexpunctatum, Carabus cancellatus, C. glabratus, Geotrupes stercorosus, Polydrosus cervinus, Pissodes pini, Taxotes cursor, Phyllodecta vitellinae, Plateumaris sericea, Blethiza multipunctata, Donacia bicolor, Ilybius sp., Pterostichus sp., Elaphrus sp.), муравьи (Formica rufa и Camponotus) и двукрылые.

[1] А. С. Мальчевский и Н. П. Кадочников. Методика прижизненного изучения питания птенцов насекомоядных птиц, Зоол. ж., 1953, т. XXXII, вып. 2.

Сорока (Pica pica fennorum Lönnb.). Как большинство врановых, в зимнее и позднеосеннее время питается отбросами. В остальные сезоны года значительное место в кормовом рационе сорок принадлежит различным насекомым, главным образом жукам. В просмотренных пяти желудках было обнаружено 22 вида жуков, причем больше всего Geotrupes stercorosus (60% встреч), Carabus sp. и Serica brunnea (до 40%). Из позвоночных сороки нередко ловят ящериц (Lacerta vivipara) и полевок (Clethrionomys glareolus).

Таблица 1

*Корма соек**

Название кормов	Части растений и возраст животных	Общ. колич. экз.	Встречаемость в желудках	
			абс.	%
Растения		10	3	37,5
Picea excelsa	Хвоя	1	1	12,5
Vaccinium myrtillus	Листья	3	1	12,5
	Ягоды	3	1	12,5
Gramineae (?)	Семена	3	3	37,5
Животные	—	58	8	100,0
Пауки	—	1	1	12,5
Насекомые				
Жуки	—	41	8	100,0
Geotrupes stercorosus	Взрослые	1	1	12,5
G. vernalis	»	1	1	12,5
Rhagium inquisitor	»	11	2	25,0
Leptura virens	»	10	2	25,0
Strangalia quadrifasciata	»	1	1	12,5
Trichius fasciatus	»	2	2	25,0
Melasoma populi	»	2	1	12,5
Potosia cuprea	»	3	1	12,5
Saprinus sp.	»	1	1	12,5
Monochamus sp.	»	1	1	12,5
Otiorrhynchus forcatus	»	1	1	12,5
Curculionidae, ближе не определенные	»	3	1	12,5
Phyllodecta sp.	»	3	1	12,5
Brachyderus incanus	»	1	1	12,5
Перепончатокрылые	»	4	3	37,5
Sirex gigas	»	3	2	25,0
Bombus sp.	»	1	1	12,5
Чешуекрылые	»	2	3	37,5
Geometridae	Гусеницы	1	1	12,5
Волосатые гусеницы	»	1	2	25,0
Позвоночные				
Лягушка (Rana temporaria)	Взрослые	3	3	37,5
Ящерица (Lacerta vivipara)	»	6	2	25,0
Мелкая воробьиная птица (?)	Гнездовой птенец	1	1	12,5

* Анализ восьми желудков.

Сойка [Garrulus glandarius glandarius (L.)]. Основу питания соек в летний период составляют различные насекомые, главным образом жуки (100% встреч). Эти птицы нередко охотятся на вырубках и лесных полянах, добывая ящериц и лягушек (табл. 1). Остатки гнездового птенца мелкой воробьиной птицы обнаружены только в одном желудке сойки, но она, видимо, нередко разоряет птичьи гнезда, судя по беспокойству, которое возникает среди мелких птиц при ее появлении. Растительные остатки были встречены всего в трех желудках и притом в очень небольшом количестве.

Кукша [Cractes infaustus infaustus (L.)]. Имеющийся в нашем распоряжении небольшой материал (содержимое 18 желудков птиц,

Таблица 2

*Корма кукш**

Названия кормов	Части растений и возраст животных	Общ. колич. экз.	Встречаемость в желудках	
			абс.	%
Растения	—	56	10	55,0
Polytrichum commune	Побеги	1	1	5,5
Melica uniflora	Семена	11	1	5,5
Carex sp.	»	6	1	5,5
Juniperus communis	»	2	1	5,5
(Picea excelsa)	Хвоя	7	3	17,5
Viola palustris	Семена	2	1	5,5
Vaccinium vitis idaea	Ягоды	2	1	5,5
V. myrtillus	»	12	3	17,5
Oxycoccus palustris	»	13	4	22,0
Животные	—	100	18	100,0
Пауки	—	5	3	17,5
Насекомые				
Жуки	—	50	16	88,0
Agonum sp.	Взрослые	1	1	5,5
Platysma sp.	»	6	1	5,5
Platycerus caraboides	»	2	1	5,5
Lucanidae	»	1	1	5,5
Geotrupes stercorosus	»	4	4	22,0
Silpha carinata	»	2	2	11,0
Corymbites pectinicornis	»	1	1	5,5
Elater sp.	»	3	2	11,0
Athous niger	»	6	4	22,0
Oedemera sp.	»	3	1	5,5
Rhagium inquisitor	»	4	1	5,5
Toxotus cursor	»	1	1	5,5
Spondylus buprestoides	»	1	1	5,5
Monochamus sp.	Взрослые	3	3	17,5
Acanthocinus aedilis	»	1	1	5,5
Cassida sp.	»	1	1	5,5
Otiorrhynchus nodosus	»	1	1	5,5
O. dubius	»	1	1	5,5
Hylobius abietis	»	1	1	5,5
Остатки жуков, ближе не определенные	—	7	5	27,5
Перепончатокрылые	—	23	11	60,5
Sirex gigas	Взрослые	7	4	22,0
Tenthredinidae	»	10	6	33,0
Ichneumonidae	»	1	1	5,5
Vespa sp.	»	2	1	5,5
Formica rufa	»	3	2	11,0
Чешуекрылые	—	17	5	27,5
Celerio galii	Гусеницы	5	2	11,0
Dendrolimus pini	»	4	1	5,5
	Куколки	3	2	11,0
Agrotis sp.	Гусеницы	5	1	5,5
Позвоночные				
Пресмыкающиеся				
Lacerta vivipara	—	4	3	17,5
Грызуны				
Clethrionomys glareolus	—	1	1	5,5

* Анализ 18 желудков.

добытых в мае — сентябре) показывает, что в весенне-летнем и раннеосеннем питании кукш основу составляют животные корма (встречены в 100% желудков), причем преимущественно жуки (табл. 2). Обращает на себя внимание довольно большое количество перепончатокрылых, главным образом рогохвостов (22% встреч). Обнаружение в желудках кукш крупных гусениц кипрейных бражников позволяет говорить о том, что эти птицы добывают корм не только в лесу, но и на зарастающих молодых лесосеках. Там же, видимо, были пойманы и ящерицы. Из растительных кормов наиболее часто поедались ягоды черники и клюквы. Хвоя ели, как и другими птицами, заглатывается кукшами случайно вместе с насекомыми или семенами и не может быть включена в число поедаемых кормов.

Европейская ореховка (Nucifraga caryocatactes caryocatactes L.). В желудке молодой птицы, добытой 15 августа 1954 г., обнаружены остатки ягод черники, навозные жуки, жужелица, шесть гусениц кипрейного бражника и гусеница соснового шелкопряда.

Чиж (Spinus spinus L.). В желудках чижей преобладали семена сосны и ели, а осенью — березы. У двух птиц найдены мелкие гусеницы листоверток. Чижи не только сами питаются семенами, но и выкармливают ими гнездовых птенцов и слетков. По наблюдениям у гнезда, родители кормили молодых, прилетая по 27—30 раз в час. При этом они приносили только измельченные сосновые семена, отчего клювы птенцов и часть оперения на горле и зобу были покрыты слоем смолы.

Обыкновенная чечетка (Acanthis flammea flammea L.). В желудках зимних и весенних экземпляров были только семена ольхи. У молодой птицы, добытой 25 июля 1955 г., кроме семян, обнаружен паук.

Снегирь (Pyrrhula pyrrhula pyrrhula L.) является почти исключительно растительноядной птицей. В 15 исследованных желудках обнаружены: почки Betula alba; семена Viola palustris, Odontites rubra, Taraxacum officinale и Betula alba; ягоды Vaccinium vitis idaea, V. myrtillus, Oxycoccus palustris и Rubus idaeus. В связи с неурожаем ягод рябины в 1954 г. и особенно в 1955 г. снегири ими не питались. Небольшое количество ягод уже в начале августа совершенно уничтожили прожорливые свиристели. Снегири же к этому времени только начали покидать гнездовые районы и предпринимать кочевки в поисках корма. В общей сложности растительные корма встречены в 100% исследованных желудков снегирей. Членистоногие поедались очень редко (до 15% встреч) и в небольшом количестве. Это, главным образом, пауки, лесные клопы и долгоносики. Попадались мелкие гусеницы пядениц и моллюски.

Чечевица (Erythrina erythrina Pall.). В желудках добытых птиц были семена Melica uniflora, Potentilla supina и очень много неопределимых зародышей семян. Гнездовым птенцам, кроме таких же растительных кормов, родители приносили пауков и мелких гусениц.

Щур (Pinicola enucleator enucleator L.). 18 и 24 января 1955 г. добыты два очень жирных щура, в пищеводах и желудках которых были только цветочные почки ели.

Клест-еловик (Loxia curvirostra curvirostra L.). Анализ содержимого пищеводов и желудков 25 клестов, добытых в различные сезоны, а также непосредственные наблюдения на местах их кормежек показали, что в течение всего года основу питания этих птиц в южной Карелии составляли семена ели и сосны. Они обнаружены в 87% желудков. Встречаемость кормов по месяцам такова: январь — 100% семена ели, февраль — 98% семена ели, 0,2% цветочные почки ели, 2,8% семена сосны; май-июнь — 100% семена сосны, 0,1% коконы мелких орехотворок; июль — 33,7% мелкие гусеницы листоверток (до 35 экз. в одном желудке); 16% семена каких-то злаков, 70% семена

ели; август-сентябрь — 100% семена ели. Мне не приходилось наблюдать клестов в период неурожая семян хвойных, поэтому трудно говорить о том, как бы это повлияло на численность и сроки размножения этих птиц. Однако материалы по питанию еловиков, полученные в годы хорошего плодоношения сосны и ели, позволяют сделать вывод, что в лесах южной Карелии, где основными хвойными являются сосна и ель, клесты в равной степени поедают семена обеих пород. При этом наблюдается довольно четкая смена состава поедаемых кормов по сезонам: осенью и зимой — семена ели, весной и летом — семена сосны.

Зяблик (Fringilla coelebs coelebs L.). В питании взрослых зябликов преобладают корма животного происхождения (до 70% встреч). Из жуков следует отметить долгоносиков (Pissodes pini, Otiorrhynchus dubius, Strophosomus sp. и Polydrosus sp.), которые встречались в наибольшем количестве и чаще других насекомых (22,2% встреч). Зяблики поедают довольно много пауков, древесных клопов и мелких пилильщиков. В просмотренных 27 желудках этих птиц приблизительно одинаково часто (3,7—4%) встречались тли, цикадки, из жуков — мелкие жужелицы, щелкуны, усачи, листоеды, а также комары-долгоножки, гусеницы совок и мелкие бабочки. Липовая радужная златка (Lampra rutilans), приносящая существенный вред липам, обитает в средней и южной частях Советского Союза и была поймана зябликом, видимо, на пролете. Семена различных растений (березы, ольхи, каких-то диких злаков), хотя и найдены в большинстве исследованных желудков, были всегда в очень незначительном количестве и имели в летнем питании подчиненное значение. Небольшой материал, полученный методом перевязывания пищеводов от гнездовых птенцов, состоял исключительно из различных беспозвоночных. В 10 порциях корма были гусеницы листоверток и пядениц, мелкие бабочки, пауки, различные Diptera, один кузнечик и тли.

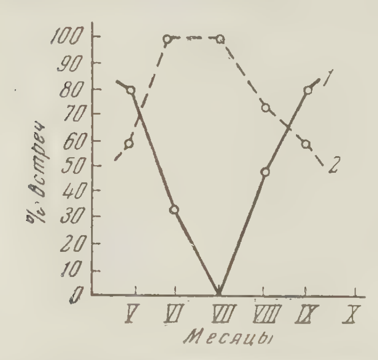


Рис. 1. Соотношение растительных и животных кормов в питании вьюрков

1 — растения, *2* — животные

Вьюрок (F. montifringilla L.). Так же, как и зяблики, вьюрки поедают растительные и животные корма. Встречаемость последних в 30 просмотренных желудках доходит до 100%. Преобладающими группами и у этого вида были долгоносики (62,7%), гусеницы мелких бабочек (46,2%), пауки (16,5%) и жуки-листоеды (13,2%). Попадались, правда, очень редко, древесные клопы, кузнечики, жужелицы, щелкуны, плавунчики, мягкотелки, а из перепончатокрылых — муравьи и пилильщики. Как видно на рис. 1, максимум питания насекомыми приходился на июнь и июль, тогда как весной и осенью в питании вьюрка заметно возрастала роль растительных кормов. Кроме семян сосны и фиалки, в желудках птиц были какие-то почки, а также ягоды клюквы, брусники и черники.

Обыкновенная овсянка (Emberiza citrinella citrinella L.). Даже на небольшом материале (табл. 3) видно, что в питании взрослых птиц и гнездовых птенцов обыкновенных овсянок есть существенные различия. В пищевом рационе взрослых птиц в течение всего года преобладали растительные корма (100% встреч), особенно зерна овса; насекомые поедались редко и в очень малом количестве, преимущественно в гнездовой период (июнь). Овсянки выкармливали гнездовых птенцов различными беспозвоночными, которых они собирали поблизо-

Таблица 3

Корма обыкновенных овсянок *

Названия кормов	Общ. колич. экз.	Колич. желудков или порций, в которых встречены корма			
		Взрослые птицы (18)		Гнездовые птенцы (11)	
		абс.	%	абс.	%
Растения	399	18	100,0	1	9,1
Зерна овса	373	16	88,0	—	—
Семена дикорастущих злаков	18	2	11,0	1	9,1
Неопределимые остатки семян	8	7	38,5	—	—
Животные	82	8	44,0	11	100,0
Пауки	4	—	—	2	18,2
Насекомые					
Кузнечики	4	—	—	4	36,4
Цикады	3	—	—	2	18,2
Древесные клопы	2	—	—	2	18,2
Жуки					
Pissodes pini	3	2	11,0	1	9,1
Apion	1	1	5,5	—	—
Polydrosus sp.	1	1	5,5	—	—
Athous niger	1	1	5,5	—	—
Elater sp.	1	—	—	1	9,1
Cytilus sericeus	1	1	5,5	—	—
Неопределимые остатки жуков	6	4	22,0	1	9,1
Мухи	11	—	—	4	36,4
Пилильщики	2	—	—	2	18,2
Рогохвосты (Sirex gigas)	1	1	5,5	—	—
Муравьи (Formica rufa)	7	—	—	2	18,2
Бабочки					
Гусеницы совок	9	—	—	5	45,5
Гусеницы пядениц	21	—	—	9	81,9
Неопределимые остатки гусениц	4	1	5,5	3	27,3

* Анализ 29 желудков и порций корма.

сти на вырубках и полянах. Один раз вместе с насекомыми птенцам были принесены несколько семян какого-то злака.

Овсянка ремез (E. rustica rustica Pall.). Как и обыкновенная овсянка, овсянка-ремез поедает смешанную пищу, но, в отличие от первой основной ее корм — беспозвоночные животные (90% встреч). Довольно часто в желудках попадались жуки (Leptura virens, Toxotus cursor, Plateumaris sericea, Donacia bicolora, Melasoma populi, Pryllodecta sp., Otiorrhynchus dubius, Pissodes pini, Polydrosus sp. и др.) и гусеницы пядениц и листоверток. Обращает на себя внимание довольно большое количество насекомых, живущих около воды или в сырых местах. Помимо уже перечисленных выше радужниц и лжерадужниц, это — стрекозы, веснянки, комары, ручейники. Растительные корма обнаружены только в 5 из 20 исследованных желудков.

Белая трясогузка (Motacilla alba alba Pall.). При вскрытии 10 желудков белых трясогузок были найдены всевозможные беспозвоночные, среди которых много насекомых, живущих около воды или на мелководье. Так, личинки поденок встречены в 80% желудков, клопы-водомерки и жуки Donacia bicolora — в 30%. Довольно часто поедались пауки, мелкие двукрылые и пилильщики. Из жуков можно отметить: Toxotes cursor, Selatosomus aeneus, S. impressus, Otiorrhynchus nodosus, Hylobius abietis, Bembidion, Cytilus sericeus, Plateumaris sericea и ряд других. Гнездовым птенцам белые трясогузки приносили, главным образом, двукрылых (Chrysotoxum, Tipulidae и др.), а также мелких гусениц, пауков и несколько реже — мелких бабочек.

Таблица 4

*Корма лесных коньков **

Названия кормов	Общ. колич. экз.	Колич. желудков или порций, в которых встречены корма			
		Взрослые птицы (20)		Гнездовые птенцы (13)	
		абс.	%	абс	%
Растения	7	3	15,0	—	—
Семена осоки	1	1	5,0	—	—
Ягоды брусники	1	1	5,0	—	—
Цветы брусники	2	1	5,0	—	—
Ягоды клюквы	1	1	5,0	—	—
Почки осины	1	1	5,0	—	—
Семена фиалки	1	1	5,0	—	—
Животные	—	20	100,0	13	100,0
Пауки	17	6	30,0	7	53,2
Насекомые					
Цикадки	5	2	10,0	—	—
Тли	21	—	—	2	15,3
Клопы					
Pentatomidae	10	4	15,0	1	7,6
Miridae	1	1	5,0	—	—
Corixidae	1	1	5,0	—	—
Жуки					
Carabus sp.	1	1	5,0	—	—
Agonum sp.	1	1	5,0	—	—
Propylaea quatuordecimpunctata	3	3	15,0	—	—
Leptura virens	1	1	5,0	—	—
Monochamus sp.	1	1	5,0	—	—
Donacia bicolora	23	3	15,0	4	30,4
Haltica sp.	2	2	10,0	—	—
Strophosomus sp.	1	1	5,0	—	—
Otiorrhynchus dubius	3	2	10,0	1	7,6
Hylobius abietis	1	1	5,0	—	—
Polydrosus sinuatus	3	2	10,0	—	—
Prasocuris phellandrii	5	4	20,0	—	—
Cytilus sericeus	1	1	5,0	—	—
Platycerus caraboides	1	1	5,0	—	—
Жуки, ближе не определенные	—	5	25,0	—	—
Двукрылые					
Мухи	24	1	5,0	3	22,8
Комары	12	1	5,0	5	38,0
Муравьи					
Myrmica sp.	2	2	10,0	—	—
Formica rufa	13	7	35,0	2	15,3
Чешуекрылые					
Бабочки совок	2	—	—	2	15,3
Гусеницы совок	5	—	—	4	30,4
Гусеницы пядениц	2	—	—	2	15,3
Бабочки молей	2	1	5,0	1	7,6

* Анализ 33 желудков и порций корма.

Желтая трясогузка (M. flava thunbergi Billb). Среди беспозвоночных, поедаемых этой птицей, следует отметить жуков (Polydrosus pilosus, Byrrhus pilula, Ceutorrhynchus, Donacia bicolora, Dascillus cervinus), личинок мелких плавунцов (Dytiscidae) и веснянок, пауков, муравьев, цикадок, мелких мошек. В одном желудке обнаружен кузнечик.

Лесной конек [Anthus trivialis trivialis (L.)]. В табл. 4 приведены результаты анализа содержимого 20 желудков взрослых лесных коньков и 13 порций корма, полученных от гнездовых птенцов путем перевязывания пищеводов. Как видно, коньки добывают, главным образом, различных беспозвоночных животных. Растительные корма обнаружены только в трех желудках и притом в очень небольшом коли-

честве. В кормах, принесенных птенцам, преобладали пауки, двукрылые и гусеницы мелких бабочек, тогда как жесткокрылых почти не было.

Пищуха (Certhia familiaris familiaris L.). Ниже приводятся результаты анализа содержимого 17 желудков пищух (в скобках указано число встреч): пауки и их коконы (6), комары-долгоножки (1), мелкие бабочки (3), куколки бабочек (2), долгоносики (2), мелкие усачи (Tanasimus formicarius) (2), личинки мелких усачей (1), листоеды (1); семена: ели (2), сосны (1), можжевельника (1). Как показали наблюдения у гнезда, птенцов кормят и самец и самка, прилетая 11—20 раз в час. В полученных от птенцов пробах, как и у взрослых птиц, преобладали пауки, комары-долгоножки, мелкие бабочки и мухи, однако растительные корма отсутствовали.

Большая синица (Parus major major L.). В желудках птиц, добытых зимой, обнаружены семена конского щавеля и овса, куколки и яйца бабочек. Летние корма исключительно животного происхождения: пауки, жуки-листоеды, волосистые гусеницы и бабочки.

Лазоревка (P. caeruleus caeruleus L.). В желудках были мелкие гусеницы и куколки каких-то бабочек, долгоносики, пилильщики и другие очень измельченные остатки насекомых.

Хохлатая синица (P. cristatus cristatus L.). Судя по тому материалу, который имелся в нашем распоряжении, эти синицы круглый год поедают только различных беспозвоночных: гусениц, куколок и кладки мелких бабочек, мелких долгоносиков, усачиков, клопов, пауков, муравьев и мелких наездников. Растительные корма не встречены ни в одном из исследованных желудков.

Буроголовая гаичка (P. atricapillus borealis de Selys). В зимнем пищевом рационе этих птиц, наряду с мелкими жуками, куколками бабочек и даже личинками короедов, встречались (в гораздо большем количестве) семена конского щавеля, семена ели и еще какие-то неопределимые растительные остатки. В желудках птиц, добытых в мае — октябре, преобладали пауки и различные насекомые (мелкие бабочки и их кладки, долгоносики, муравьи, цикадки, клопы-черепашки и древесные клопы, волосистые гусеницы и др.). Один раз обнаружены семена сосны и цветы ольхи.

Длиннохвостая синица [Aegithalos caudatus caudatus (L.)]. В желудках длиннохвостых синиц во все сезоны встречались только животные корма: пауки, мелкие долгоносики и другие жуки, яйца, гусеницы и бабочки каких-то мелких Lepidoptera, а также муравьи.

Желтоголовый королек [Regulus regulus regulus (L.)]. Корольки поедали пауков, мелких листоедов, долгоносиков, перепончатокрылых, гусениц и бабочек листоверток, мух, комаров. Один раз в желудке были найдены два семени ели.

Сорокопут-жулан (Lanius cristatus collurio L.). Среди кормов, поедаемых жуланами, наибольшее значение имеют жуки (главным образом, Carabus sp., Silpha carinata, Necrophorus vespilloides, Cytilus sericeus, Criocephalus rusticus, Leptura virens) и перепончатокрылые (преимущественно Sirex gigas, Vespa vulgaris, V. crabo, шмели, муравьи). Из позвоночных сорокопуты чаще всего ловили ящериц (Lacerta vivipara), которые встречены в 27% желудков. Один раз обнаружена Sorex araneus. Как показали наблюдения у гнезд, птенцов выкармливают, главным образом, крупными кузнечиками, жуками и пилильщиками. Изредка приносят им бабочек и пауков. Для слетков жуланы ловят также мелких лягушек и ящериц.

Свиристель [Bombycilla garrulus garrulus (L.)]. Из 26 исследованных желудков свиристелей, добытых в летний период и отчасти весной и осенью, можно было определить, что их корма не отличались разнообразием (табл. 5). Это, в первую очередь, ягоды различных деревьев, кустарников и кустарничков, а также крупные насекомые.

В 1954 и 1955 гг. в районе наших работ был хороший урожай черники, малины, брусники и клюквы. Свиристелей было много. В мае, как только сошел снег, основу ягодного питания этих птиц (до 70% встреч) составляла клюква. Ее же собирали свиристели и в начале июня (около 40% встреч), но к концу месяца в их желудках стала попадаться еще незрелая черника. В июле свиристели питались черникой и малиной, а также насекомыми. В августе главное место в питании птиц (75% встреч) занимали ягоды рябины, которые были целиком уничтожены ими к концу месяца (в годы наших работ был неурожай рябины). В пищеводе и желудке одной особи встречалось до 15 ягод рябины. Поздней осенью свиристели переходят на ягоды брусники и лишь выпавший снег заставляет их откочевывать южнее в поисках корма. Максимум ягодного питания приходился на май и август-сентябрь (рис. 2). Насекомые и пауки чаще всего попадались в желудках июньских экземпляров, т. е. в период гнездования и выкармливания молодых. К тому же в начале июня, когда еще мало ягод, свиристели нередко обрывают почки лиственных деревьев, главным образом осин. Различных беспозвоночных

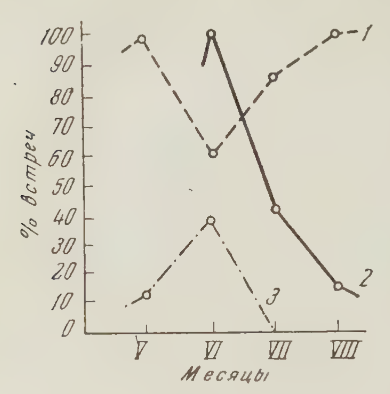


Рис. 2. Изменения в летнем питании свиристелей

1 — ягоды, *2* — беспозвоночные животные, *3* — почки

Таблица 5

Корма свиристелей *

Названия кормов	Части растений и возраст насекомых	Встречаемость в желудках	
		абс.	%
Растения	—	24	92,3
Рябина	Ягоды	5	19,2
Малина	»	4	15,3
Черника	»	8	30,7
Голубика	»	1	3,8
Клюква	»	8	30,7
Осина	Почки	2	7,7
Ива	Цветочные почки	1	3,8
Животные	—	10	38,4
Пауки	—	2	7,7
Насекомые			
Жуки			
Otiorrhynchus dubius	Взрослые	1	3,8
Polydrosus sinuatus	»	1	3,8
Phyllobius sp.	»	1	3,8
Prasocuris sp.	»	1	3,8
Corymbites sjaelandicus	»	1	3,8
Haltica sp.	»	1	3,8
Monochamus sp.	»	1	3,8
Melasoma populi	»	3	11,5
Пилильщик (?)	—	1	3,8

* Анализ 26 желудков.

животных не только склевывают с листвы и ветвей, но и ловят на лету. В охотничьих повадках этих птиц много общего с сорокопутами и мухоловками. Как и сорокопуты, свиристели подстерегают свою добычу, сидя на выдающейся ветви, на вершине высокой осины или ели. Заме-

тив насекомое, они, подобно мухоловке, стремглав бросаются за ним и ловят на лету. Во время массового лёта крупных жуков или других насекомых свиристели подолгу охотятся в одном месте.

Серая мухоловка (Muscicapa striata striata Pall.). Не замечено существенного различия в кормовом рационе взрослых мухоловок и их гнездовых птенцов. В питании тех и других преобладали мухи, комары, поденки, мелкие бабочки и жуки. Пауки и древесные клопы, а также муравьи встречены только в нескольких желудках.

Мухоловка-пеструшка (M. hypoleuca hypoleuca Pall.). В желудках взрослых птиц обнаружены пауки, цикады, муравьи, мелкие жуки-листоеды, долгоносики. Гнездовых птенцов выкармливали, главным образом, гусеницами совок и их бабочками; иногда приносили крупных мух, комаров и пауков. С кормом прилетали к гнезду от 19 до 25 раз в час.

Пеночка-весничка [Phylloscopus trochilus acredula (L.)]. Подобно другим видам пеночек, веснички собирают корм с ветвей и листвы деревьев и кустарников, иногда склевывают насекомых с высокой травы или ловят их на лету. В желудках взрослых птиц обнаружены: пауки, мелкие бабочки Tortricidae и Geometridae и их гусеницы, долгоносики (Polydrosus), цикадки, муравьи, мелкие наездники (Chelonus). В известных мне гнездах веснички выкармливали птенцов, главным образом, гусеницами мелких пядениц и листоверток. В одной порции корма иногда бывало до пяти-семи таких гусениц. Реже приносили мух и пауков.

Пересмешка [Hippolais icterina (Vieill.)]. В пяти желудках пересмешек обнаружены: пауки, древесные клопы, муравьи, долгоносики (Polydrosus, Brachonyx pineti, Orithales serraticornis), жуки-щелкуны и листоеды, а также остатки мелких пилильщиков.

Садовая славка [Sylvia borin borin (Bodd)]. Среди кормов, поедаемых этими птицами, преобладают различные насекомые: гусеницы пядениц, листоверток, медведиц, совок, долгоносики, древесные клопы, тли (до 108 в одном желудке), мелкие пилильщики и божьи коровки. У 1 экз. обнаружены ягоды малины и какие-то неопределимые остатки семян.

Серая славка (S. communis communis Lath). В желудках найдены: жуки (Phyllodecta vitellinae, Cyphon sp., Helodidae, какие-то мелкие жужелицы и долгоносики), муравьи, цикадки, мелкие гусеницы и бабочки, а также ягоды черемухи и брусники.

Дрозд-деряба (Turdus viscivorus viscivorus L.). Этот дрозд питается в основном животными кормами. В период созревания черники и малины значительное место в корме дроздов занимают эти ягоды. Поражает разнообразие насекомых, найденных в желудках птиц. Одних жуков, которых удалось определить, было 16 видов. Из них чаще встречались: Rhagium inquisitor, Hylobius abietis, Plateumaris sericea. Из других групп насекомых наиболее обычны гусеницы Celerio galii и рогохвосты. В трех из девяти желудков были остатки живородящих ящериц, а в одном — травяная лягушка. Как удалось выяснить во время наблюдений у гнезд, дерябы выкармливают подросших птенцов, главным образом, крупными гусеницами кипрейного бражника и ящерицами, которых много на вырубках. С кормом прилетают редко — 5—7 раз в час.

Певчий дрозд (T. ericetorum philomelos Brehm.). В 11 исследованных желудках обнаружено пять видов растений (ягоды черники, брусники и клюквы, плоды марьянника и осоки) и более 26 видов беспозвоночных животных. Из жуков преобладали: Geotrupes stercorosus, Pissodes pini, Otiorrhynchus scaber, Phyllodecta vitellinae, Silpha carinata. Попадалось довольно много муравьев. Из чешуекрылых эти дрозды чаще других поедали гусениц пядениц и совок. Гнездовых

птенцов выкармливали главным образом гусеницами совок, пядениц и бражников, дождевыми червями, древесными клопами, рогохвостами и крупными двукрылыми.

Дрозд-белобровик (T. musicus musicus L.). Как все дрозды, питается смешанной пищей. Ягодные корма преобладают в осеннем рационе, а животные (главным образом, насекомые) — летом. В просмотренных желудках чаще других попадались гусеницы пядениц, рогохвосты (Sirex gigas), древесные клопы и жуки (Polydrosus ruficornis, какие-то Carabidae и др.). В одном из желудков найден кивсяк.

Дрозд-рябинник (T. pilaris pilaris L.). В желудках этих дроздов обнаружены жуки (Corymbites pectinicornis, Agriotes obscurus, Harpalus, Cetonia aurata, Silpha carinata, Serica brunnea, Denticollis borealis), а также ягоды костяники и муравьи (Camponotus).

Обыкновенная каменка [Oenanthe oenanthe oenanthe (L.)]. У взрослых птиц в желудках найдено довольно большое количество различных насекомых. Это, в первую очередь, жуки: Elater sp., Chrysanthia viridissima, Hylobius abietis, Otiorrhynchus scaber, Amaria sp., Donacia bicolora и какие-то Hydrophilidae. Нередки муравьи, верблюдки, мелкие пилильщики и наездники (Chelonus annulipes). Птенцам каменки приносят главным образом гусениц пядениц и совок, комаров-долгоножек и мух, а также пауков.

Обыкновенная горихвостка [Phoenicurus phoenicurus phoenicurus (L.)]. Животные корма, поедаемые взрослыми птицами, весьма разнообразны. Здесь и различные жуки (Omalium sp., Corymbites pectinicurus, Strophosomus rufipes, Otiorrhynchus dubius, Polydrosus sp., Chrysomelidae и др.) и муравьи (Lisius niger, Formica rufa и Camponotus). Много мелких бабочек, мух и гусениц. Корма гнездовых птенцов горихвостки, насколько можно судить по трем пробам, полученным путем перевязок, отличаются полным отсутствием жесткокрылых и большим количеством гусениц, пауков и мух. Родители кормят птенцов, прилетая к гнезду до 20—25 раз в час.

Зарянка [Erithacus rubecula rubecula (L.)]. Судя по анализу содержимого 22 желудков, питается различными насекомыми (встречены в 100% желудков) и в очень небольшом количестве — ягодами черники и малины. Наибольшее значение в ее пищевом рационе имеют жуки (Bembidion, Notaris, Phyllodecta vitellina, Donacia bicolora, Polydrosus sinuatus, P. ruficornis, Otiorrhynchus nodosus, O. dubius и др.) и мелкие муравьи. Нередки древесные клопы, мелкие пилильщики и гусеницы пядениц, совок, листоверток. Как и горихвостки, зарянки приносят гнездовым птенцам только мягкие и нежные корма: гусениц пядениц и листоверток, мелких бабочек и различных двукрылых. Молодых кормят и самец и самка, прилетая в утреннее время до 30 раз в час.

FEEDING HABITS OF PASSERINAE-BIRDS IN SOUTH KARELIA

I. A. NEUFELDT

Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences (Leningrad)

Summary

Solution of practical tasks related to the preservation and attraction of birds in a certain locality is impossible while devoid of the knowledge of their biology and food relations of individual species.

Material collected by the author on feeding habits of Passerinae-birds in 1954—1955 in South Karelia are presented in the paper 620 stomachs of 41 bird species belonging to the order Passeriformes, as well as samples obtained from the nestlings of 16 species by means of A. S. Malchevsky and N. P. Kadochnikov procedure (1953) were taken under analysis. In addition, direct observations were carried out on the nests and on feeding adult birds.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 3

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ГРЫЗУНОВ НЕКОТОРЫХ РАЙОНОВ СРЕДНЕЙ АЗИИ И СЕВЕРО-ЗАПАДА РСФСР В СВЯЗИ С ПРИРОДНОЙ ОЧАГОВОСТЬЮ ТРАНСМИССИВНЫХ ЗАБОЛЕВАНИЙ

Б. П. СКВОРЦОВ

Кафедра общей биологии и паразитологии Военно-Медицинской академии им. С. М. Кирова (Ленинград)

Роль мелких млекопитающих, в частности грызунов, в природной очаговости трансмиссивных заболеваний весьма значительна, что неоднократно отмечалось акад. Е. Н. Павловским. Природный очаг заболевания [по его определению, представляет собой исторически сложившийся в природе комплекс связанных многочисленными отношениями (в первую очередь пищевыми) видов хозяев, переносчиков и паразитов-возбудителей заболевания] составляет в свою очередь лишь какую-то часть биоценоза. В результате совместного развития компоненты этого комплекса не только вместе обитают, но и взаимно приспособлены друг к другу. Для процветания очага необходима устойчивая численность как хозяев — хранителей возбудителя, так и переносчиков заболевания. Важное значение имеют также характер размещения и сезонные особенности образа жизни грызунов.

Работа посвящена одному из компонентов упомянутого комплекса природного очага — грызунам, являющимся хозяевами паразитов — возбудителей заболеваний, а также хозяевами членистоногих — переносчиков возбудителя.

Полевые наблюдения и сбор материала велись в двух ландшафтных зонах Советского Союза: пустынной (Кармакчинском и Джалагашском районах Кзыл-Ординской обл. Казахской ССР) и в лесной (Карельский перешеек Ленинградской обл.) на северо-западе РСФСР. Естественно в связи с этим различие в полученном материале по грызунам: в первом случае мы имеем дело главным образом с хомякообразными, во втором — с мышеобразными (в основном синантропными видами). Первая часть работы посвящена наблюдениям, полученным во время обследования летом 1956 г. Кармакчинского р-на, а вторая — экологии и эпидемиологическому значению мелких млекопитающих на Карельском перешейке (Приозерский р-н).

ПУСТЫННАЯ ЗОНА

Территория Кармакчинского и Джалагашского районов Кзыл-Ординской обл. представляет сильно измененную человеком лессово-глинистую пустыню, с большим количеством такыров, местами с бугристыми песками, частично, на востоке, освоенную под рис и пшеницу и изрезанную многочисленными заброшенными арыками. На севере и северо-востоке обследованная территория ограничена р. Сыр-Дарьей, на юге — песками пустыни Кзылкумы, особенно хорошо выраженными за Чимбайским трактом, примерно в 150 *км* от Туп-Бугута и в 250 *км* от железнодорожной станции Джусалы. На западе ориентировочной границей было урочище Робинсай. Кое-где над равниной возвышаются асары в виде размытых и выветренных остатков крепостей времен Тамерлана и встречаются в значительном числе могильники и кладбища (рис. 1).

Климат характеризуется резко выраженной континентальностью и крайней засушливостью. Лето жаркое и сухое, зима суровая с сильными ветрами, которые дуют

и в весенне-летний период. Среднегодовое количество осадков не превышает 100—150 *мм*, к тому же они выпадают неравномерно на протяжении года. Для растительного покрова характерно наличие обширных площадей с солянками и тамариском, разнообразной травянисто-кустарниковой растительностью песков с преобладанием саксаула.

На описываемой территории разбросаны сравнительно редкие населенные пункты и здесь же располагаются фермы зимнего отгонного животноводства, в связи с чем основные пути сообщения района — грунтовые дороги несколько раз в году используются как скотопрогонные тракты.

Рис. 1. Могильник (на переднем плане — входное отверстие в нору желтого суслика)

Млекопитающие района работы

Большая часть грызунов, подвергнутых бактериологическому анализу, добывалась в открытых биотопах. Общее число добытых млекопитающих приведено в табл. 1; краткие данные о местах добычи с замечаниями по их экологии приводятся ниже. В Туп-Бугуте и на землях прилегающих колхозов грызуны представлены: домовой мышью, тамарисковой песчанкой, желтым сусликом, слепушонкой и закаспийской полевкой (последние два вида в единичных случаях).

Таблица 1

Млекопитающие, добытые в Кармакчинском районе

Виды млекопитающих	Число экз.	Виды млекопитающих	Число экз.
Грызуны			
Домовая мышь	156	Серый хомячок	12
Полуденная песчанка	213	Обыкновенная слепушонка	1
Тамарисковая песчанка	23	Закаспийская полевка	1
Краснохвостая песчанка	1	Хищные	
Большая песчанка	608	Перевязка	5
Тушканчик Северцова	22	Ласка	1
Малый тушканчик	34	Копытные	
Мохноногий тушканчик	4	Джейран	2
Желтый суслик	14	Сайга	1
		Всего	1098

1. Домовую мышь (Mus musculus L.) добывали главным образом в закрытых стациях; в помещениях Туп-Бугута и окружающих

колхозов, в заброшенных глинобитных постройках была добыта бо́льшая часть указанных в таблице зверьков.

2. Полуденная песчанка (Meriones meridianus Pall.) встречалась во многих обследованных пунктах, где были закрепленные пески. Большинство зверьков было добыто в Робинсае, в районе урочища Акчингель, полуденная песчанка отмечена по сухому руслу Жана-Дарьи и в ряде других мест. После большой песчанки полуденная песчанка по численности преобладала над другими грызунами.

3. Тамарисковая песчанка (M. tamariscinus Pall.). Местообитания тамарисковой песчанки были приурочены к зарослям тростников по окраинам солончаков и в сухих руслах и особенно по берегам сухих старых арыков, поросших кустарниками (тамариск и др.). Эта песчанка часто прокладывает ходы в стенке арыка или на дне последнего. В таких частично разрушенных арыках были добыты зверьки в Туп-Бугуте (рис. 2). По склонам сухого русла, поросшего тамариском, зверьки добывались также в Робинсае.

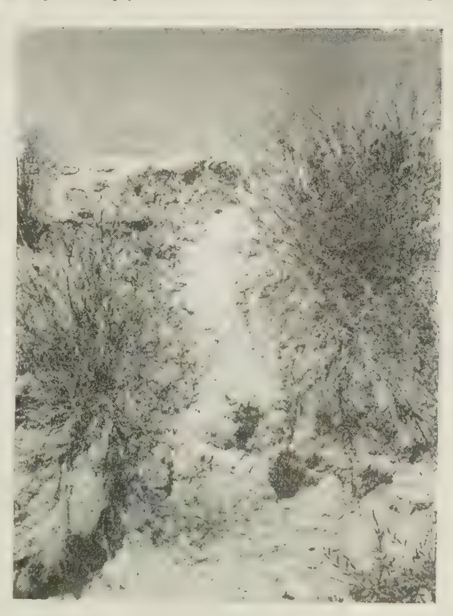


Рис. 2. Местообитания тамарисковой песчанки

4. Краснохвостая песчанка (M. erythrourus Gray.) весьма редка в обследованном районе. Добыта в Шаруке на такыре, поросшем саксаулом. Единичные находки ее отмечались и раньше по сухому руслу Жана-Дарьи (южнее Туп-Бугута).

5. Большая песчанка (Rhombomys opimus Licht.). Наиболее многочисленная из всех песчанок. Однако ее очень мало в восточной и северной частях обследованной территории (вблизи Сыр-Дарьи). Малое количество добытых здесь зверьков объясняется истребительными мероприятиями, неоднократно проводившимися в этих местах в прошлые годы. Нет большой песчанки и в окрестностях Туп-Бугата, хотя старые колонии здесь встречаются весьма часто. Основная масса зверьков была добыта в 70—80 *км* южнее и западнее этого пункта. Характерно, что зверьки были здесь встречены в разнообразных местообитаниях с различным рельефом. Отдельные изолированные колонии встречались среди обширных такыров, весной почти полностью затопляемых. В районе Карамергена и Робинсая колонии больших песчанок были обнаружены по размытым склонам балок и высохших русел, поросших местами саксаулом.

6. Тушканчик Северцова (Allactaga severtzovi Vinogr.) добывался главным образом в районе Робинсая и в других пунктах западнее Туп-Бугута.

7. Малый тушканчик (A. elater Licht.) — наиболее часто встречавшийся вид тушканчика. Добывался на такырах в направлении Робинсая и Бюик-гаке.

8. Мохноногий тушканчик (Dipus sagitta Pall.) был добыт в песчаных стациях в ряде мест.

9. Желтый суслик (Citellus fulvus Licht.). Отмечен для ряда пунктов; численность его везде низкая.

10. Серый хомячок (Cricetulus migratorius Pall.). Обычен для ряда пунктов западнее Туп-Бугута.

Среди мелких хищников обычна для обследованного района перевязка (Vormela peregusna Gueld.), однажды была добыта ласка.

Из копытных в 60—80 *км* западнее и южнее Туп-Бугута обычен джейран (Gazella subgutturosa Güld.). Другая антилопа — сайга встречается значительно реже джейрана, главным образом в северной части района, где была отмечена небольшими группами в шесть — восемь особей.

ЛЕСНАЯ ЗОНА

Акад. Е. Н. Павловский (1946), придавая большое значение переносчикам, играющим в ряде случаев роль природных резервуаров возбудителя, не снимает со счета позвоночных животных, в частности грызунов и насекомоядных, способных сохранять и передавать инфекции и являющихся одним из основных факторов природной очаговости.

Грызуны, помимо того, что сами могут быть источником возбудителя, контактируя с сельскохозяйственными животными, могут передавать его последним, проникая на свинофермы, в стойла. Особенно тесен этот контакт при лагерном содержании скота, когда коровы, овцы, свиньи, помимо пасюка и домовой мыши, постоянно соприкасаются с рыжей полевкой и обыкновенной землеройкой — обычными и широко распространенными в районе зверьками. Большую роль в этом контакте играют иксодовые клещи.

Следует признать, что до настоящего времени мы не располагаем достаточно полными данными по экологии и распространению многих мышевидных грызунов и насекомоядных (в Ленинградской обл.— вообще и на Карельском перешейке, в частности) и в первую очередь данными, интересными для врача-эпидемиолога, паразитолога или практических сельскохозяйственных работников, в той или иной степени соприкасающихся с этими млекопитающими. Если этот пробел в какой-то мере восполнен по Прибалтике (Тауриньш, 1950) и юго-западной части Ленинградской обл. (Смирнов, 1955), то по экологии мышевидных и насекомоядных и особенно по их распространению в районах севернее Ленинграда опубликованных данных, за исключением устаревших (Шнитников, 1927), мы не имеем.

Работа проводилась на Карельском перешейке, главным образом в Приозерском р-не в 1953 г., куда было сделано несколько кратковременных, 8—10-дневных выездов. Частично был использован материал, полученный из других мест области.

Отлов грызунов и насекомоядных проводился ловушками «Геро» малого и большого размеров, которые расставляли вечером и осматривали рано утром. Всего было добыто около 300 зверьков. Кусочки их органов (мозг, печень, селезенка, почки и др.) брали прокаленными на спиртовке инструментами и помещали в пробирки с глицериновой смесью, которые сохраняли на холоду до момента их исследования на листереллез (более 1200 проб).

Из части добытых мышевидных грызунов и насекомоядных сделаны тушки или спиртовые препараты. Относительный количественный учет некоторых грызунов вели несколько видоизмененным методом, предложенным Г. А. Новиковым (1953), состоявшим в том, что на площади в 0,5 *га* расставляли ловушки в количестве 50 штук двумя параллельными (насколько позволяли условия рельефа) линиями по 25 штук в ряд, в течение 2, а иногда 8 суток (всего 800 ловушко-суток). Ниже приводятся эти данные, а также некоторые материалы по распространению и экологии мышевидных и насекомоядных.

Наблюдения по экологии грызунов и насекомоядных

Сборы производились в Приозерском р-не, на территории Мельниковского, Севастьяновского и Ларионовского сельских советов, в окрестностях г. Приозерска и ряде других мест.

В обследованном районе обнаружено 10 видов грызунов: амбарная крыса (Rattus norvegicus Berk.), домовая мышь, желтогорлая мышь (Apodemus flavicollis Melch.), европейская рыжая полевка (Clethrionomys glareolus Schr.), серая полевка (Microtus arvalis Pall.), водяная полевка (Arvicola terrestris L.), ондатра (Ondatra zibethica L.), белка обыкновенная (Sciurus vulgaris L.), летяга (Pteromys volans L.), заяц-беляк (Lepus timidus L.) и четыре вида насекомоядных: крот (Talpa europaea L.), обыкновенная землеройка или бурозубка (Sorex araneus L.), средняя бурозубка (S. macropygmaeus Mill.), кутора (Neomys fodiens Schreb.).

Некоторую характеристику относительной численности грызунов и насекомоядных района исследования можно получить из табл. 2.

Таблица 2

Относительная численность мелких млекопитающих по данным отловов в Приозерском районе

Виды млекопитающих	Колич. добытых зверьков	
	Абс.	%
Амбарная крыса	119	39,9
Домовая мышь	48	16,1
Желтогорлая мышь	1	0,3
Европейская рыжая полевка	105	35,2
Серая полевка	1	0,3
Обыкновенная бурозубка	22	7,3
Средняя бурозубка	2	0,6
Всего:	298	100%

Амбарная крыса. Наиболее многочисленный вид, добывавшийся во всех синантропных биотопах (на хлебозаводе г. Приозерска, Райпищекомбинате, в помещениях на территории поселка и совхозов «Мельниково», «Коминтерн» и др.).

Интересен факт добычи крыс в летней лагерной кормокухне совхоза «Мельниково», находящейся в 1 *км* от зимней свинофермы. С наступлением теплого времени года и переводом свиней на лагерное содержание крысы покидают зимнее помещение, уходя в природные биотопы.

Из органов крысы, добытой на зимней свиноферме упомянутого совхоза, А. И. Смирновым были выделены листереллы.

Пораженность амбарной крысой различных объектов в районе весьма значительна. Высокую численность пасюка здесь можно объяснить наличием сравнительно большого количества животноводческих помещений, где крысы всегда находят оптимальные условия существования, значительным завозом товаров как по шоссейным, так и по железнодорожным путям, благоприятным для обитания крыс финским типом построек (как жилищ, так и скотных дворов, в которых фураж хранится на чердаках), а главное — недостаточно эффективными профилактическими и истребительными мероприятиями.

Домовая мышь. Домовой мышью были поражены следующие объекты г. Приозерска: хлебозавод, закусочная, склад «Заготзерно», жилые дома и сараи в пос. Бригадное. В совхозе «Мельниково» она отлавливалась в квартирах рабочих совхоза, продуктовом ларьке, буфете столовой, здании управления совхоза, в сараях на территории ветеринарного лазарета.

Домовая мышь может жить и размножаться в холодных помещениях при температуре ниже 0°. По данным Барнет и Манли (S. A. Barnett and B. M. Manly, 1954), в лабораторных условиях, в гнезде из ваты мыши размножаются при температуре до —4°. Температура внутри их гнезда в холодном помещении в 20 случаях была от 20,2 до 32°, а в теплом помещении 27,8—30°. Гнезда в холодном помещении были сделаны ими лучше, чем в теплом. Таким образом, к темпера-

туре ниже 0° в лабораторных условиях мыши могут приспосабливаться и это не вызывает у них большого сокращения потомства.

Желтогорлая мышь. Обычная на юге Ленинградской обл. желтогорлая мышь в нашем районе, являющемся северным пределом ее распространения, встречается редко. Это связано, помимо климатических условий, с отсутствием высокоствольных широколиственных пород (дуб, граб, липа), имеющихся в центральных частях ее ареала (Наумов, 1948). На юге области желтогорлая мышь становится более эврибионтным видом, используя совершенно не свойственные ей биотопы, вплоть до обитания в постройках (Смирнов, 1955).

Таблица 3

Плотность популяции европейской рыжей полевки в различных участках леса

Биотопы	Колич. ловушко-суток	Средний улов на 100 ловушко-суток
Захламленные участки леса с нагромождениями камней	400	2
Другие участки леса	400	0,5

Европейская рыжая полевка. Из мышевидных грызунов это наиболее многочисленный лесной вид, добывавшийся в большинстве биотопов с примесью ели, причем большинство полевок добывались в лесу среди камней, поросших зелеными мхами, или в других участках, сильно захламленных гнилыми пнями, остатками гнилых стволов, валежником. Здесь зверьки устраивают свои норы, выбирая для гнездовой камеры незатапливаемые весной места. Большое значение для рыжих полевок имеют каменные гряды, поросшие мхами, которые служат для них стациями переживания неблагоприятных условий, своеобразными резерватами (табл. 3).

Названные биотопы, кроме защитных условий, привлекают рыжих полевок большим количеством семян, древесных и кустарниковых пород, так как зимой в их питании семена преобладают. Летом полевки питаются зелеными частями растений (почками, проростками, побегами молодых деревьев), ягодами (черникой, брусникой, малиной).

В пос. Бригадное рыжие полевки ловились в надворных постройках[1]. Под деревянным навесом колодца по шоссе на Кузнечное (между Приозерском и Райпищекомбинатом) был обнаружен скелет рыжей полевки. Поскольку у бетонированных колодцев верхнее кольцо не всегда плотно прилегает к нижнему, не исключена возможность попадания полевок в колодец.

Из внутренних органов трех рыжих полевок А. И. Смирновым была выделена культура листерелл.

Серая полевка. Единственный экземпляр ее был добыт на поле в пос. Бригадное.

Водяная полевка дважды наблюдалась на р. Вуоксе около Райпищекомбината.

Ондатра — обычный промысловый зверек района. Начало акклиматизации ее было положено еще финнами, которые выпустили ее в 30-х гг. Зверьки хорошо прижились. По опросным данным, в прошлые годы в ондатровом хозяйстве отмечался падеж ондатры от неизвестного заболевания.

Крот. Свежие кротовины наблюдались в районе поселка и станции Отрадное, на лугу около огорода. Следует заметить, что каменистые почвы района не способствуют широкому распространению здесь крота.

Обыкновенная землеройка или бурозубка — наиболее широко распространенный и многочисленный вид насекомоядных, встречаемых в районе. В лесных стациях бурозубки ловились в тех же биотопах, что и рыжие полевки (здесь же были добыты две средних бурозубки — Sorex macropygmaeus Mill.). Зверьки охотно заселяют нагромождения камней, поросших зелеными мхами, с большим количеством пустот.

Кутора была обнаружена только дважды.

[1] Там же была добыта сойка [Garrulus glandarius (L.)], из внутренних органов которой А. И. Смирновым была выделена культура листерелл.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградов Б. С. и Грошов И. М., 1952. Грызуны фауны СССР.
Наумов Н. П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, Изд-во АН СССР, М.— Л.
Новиков Г. А., 1953. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных, Изд-во «Сов. наука», М.
Павловский Е. Н., 1946. Руководство по паразитологии человека, т. 1.
Смирнов П. К., 1955. Наблюдения по экологии грызунов Ленинградской области, Уч. зап. Ленингр. ун-та, сер. биол., № 38.
Тауриньш Э., 1950. Колебания численности мышевидных грызунов в Латвийской ССР, Тезисы докл. II экол. конф., ч. 3.
Шнитников В. Н., 1927. Некоторые данные по распространению млекопитающих в Ленинградской области, Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., т. VII, вып. 1.
Barnett S. A., Manly B. M., 1954. Breeding of Mice at —3° C, Nature, 173, № 4399.

ECOLOGICAL-FAUNISTICAL SURVEY OF RODENTS IN SOME REGIONS OF CENTRAL ASIA AND THE NORTH-WEST OF THE RSFSR IN RELATION TO NATURAL NIDALITY OF TRANSMISSIVE DISEASES

B. P. SKVORTSOV

Department of General Biology and Parasitology, S. M. Kirov Military-Medical Academy (Leningrad)

Summary

The work consists of two parts. In the first part some problems of rodent ecology, of the hosts of agents and vectors of transmissive diseases which were collected when inspecting Karmakchinsk and Dzhalagash districts, Kzyl-Orda region, Kazakh SSR are considered. Natural complex in which the avobe mentioned species are dwelling is characterized as loess-clay desert with sand biotopes.

In the second part of the work observations on ecology and epidemiology of 14 rodent and insectivorous species of Priozersky district, Leningrad region, are put forth.

Listerelloesis vector was isolated from R. norvegicus Berkeng. and C. glareolus Schreb.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 3

ОСОБЕННОСТИ МЕЖВИДОВОГО КОНТАКТА В ПОСЕЛЕНИЯХ БОЛЬШИХ ПЕСЧАНОК В СЕВЕРНОМ ПРИАРАЛЬЕ

К. Т. КРЫЛОВА, С. Н. ВАРШАВСКИЙ, Е. С. ШИЛОВА, М. Н. ШИЛОВ, Г. И. ПОДЛЕССКИЙ, М. Г. КОМАРДИНА

Araломорская противочумная станция и Аральское отделение Московского общества испытателей природы

Вопрос о межвидовых связях животных в поселениях большой песчанки (Rhombomys opimus Licht.) — наиболее многочисленного грызуна и основного носителя чумной инфекции в Северном Приаралье, имеет большое эпизоотологическое значение.

Для настоящего сообщения использованы данные, собранные в течение 1947—1957 гг. на северном побережье Аральского моря с его полуостровами (Кара-Тюб, Чубар-Тарауз и Кок-Турнак) и прилегающими землями, преимущественно в районе между Большими и Малыми Барсуками и между последними и западной окраиной Приаральских Каракумов.

Обобщения и выводы основаны на обработке материала по облову около 8500 колоний больших песчанок с определением всех добытых при этом животных, на сборе и определении костных остатков на колониях, учете нор, следов деятельности и визуальных встреч других животных на колониях больших песчанок и на результатах очесывания больших песчанок и вылова эктопаразитов из устьев нор на колониях (Крылова, Варшавский, Шилова, Шилов, Подлесский, 1957). Под интенсивностью контакта нами понимается среднее число особей посторонних видов, добытых на 100 колониях больших песчанок.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЖВИДОВОГО КОНТАКТА В ПОСЕЛЕНИЯХ БОЛЬШИХ ПЕСЧАНОК

Всего на рассматриваемой территории на колониях больших песчанок при облове капканами зарегистрировано 15 видов грызунов, а именно: малый (Citellus pygmaeus Pall.) и желтый (C. fulvus Licht.) суслики, полуденная (Meriones meridianus Pall.), гребенчуковая (M. tamariscinus Pall.) и краснохвостая (M. erythrourus Gray) песчанки, тушканчик-прыгун (Allactaga saltator Eversm.), большой (A. jaculus Pall.) и малый (A. elater Licht.) тушканчики, земляной зайчик (Alactagulus acontion Pall.), емуранчик (Scirtopoda telum Licht.) и приаральский толстохвостый тушканчик (Pygerethmus platyurus Licht), серый хомячок (Cricetulus migratorius Pall.), домовая мышь (Mus musculus L.), общественная полевка (Microtus socialis Pall.) и обыкновенная слепушонка (Ellobius talpinus Pall.). Кроме того, на колониях наблюдались три вида хищников: степной хорь (Putorius eversmanni Les.), ласка (Mustela nivalis L.) и перевязка (Vormela peregusna Gueld.) и три вида насекомоядных — ушастый еж (Erinaceus auritus Gmel.), пегий путорак (Diplomesodon pulchellum Licht) и малая белозубка (Crocidura suaveolens Pall.).

Не вылавливались на колониях до настоящего времени только представители пяти видов — очень редких в районе исследований или населяющих не свойственные большой песчанке биотопы, а именно: хомячок Эверсманна, ондатра, закаспийская полевка, тушканчик Лихтеншейна и мохноногий тушканчик. Последний вид (Dipus sagitta Pall.) был добыт на колониях больших песчанок В. М. Смириным в соседнем районе в Северных Кызылкумах.

По костным остаткам зверьков, найденным на колониях, зарегистрированы те же виды, что и выловом капканами, за исключением приаральского толстохвостого тушканчика и перевязки, остатки которых в этом районе не были встречены. Укажем, что челюсть перевязки была найдена на колонии больших песчанок на Северном Устюрте (Варшавский и Шилов, 1955).

Кроме того, на колониях были найдены кости зайцев (Lepus sp.), степной пищухи (Ochotona pusilla Pall.,) — один череп в юго-западной части урочища Музбель в 55 *км* к северо-востоку от Аральска, хомячка Эверсманна (Cricetus eversmanni Br.), в большом количестве были собраны остатки вымершего вида — желтой пеструшки (Lagurus luteus Eversm.).

Из 40 зарегистрированных на изучаемой территории видов блох на больших песчанках, в их норах и гнездах обнаружено 29 видов. Кроме блох больших песчанок — Xenopsylla skrjabini, X. gerbilli caspica, Paradoxopsyllus repandus, Echidnophaga oschanini и общих паразитов этого грызуна и мелких песчанок — Coptopsylla lamellifer, Ceratophyllus laeviceps. Ctenophthalmus dolichus, Rhadinopsylla cedestis, Stenoponia vlasovi, в сборах с этих зверьков отмечено еще 20 видов паразитов других животных: шесть видов блох сусликов — Ceratophyllus tesquorum, C. trispinus, Neopsylla setosa, Oropsylla ilovaiskii, Frontopsylla semura, Ctenophthalmus breviatus, пять форм блох тушканчиков — Frontopsylla macrophthalma, Ophthalmopsylla volgensis, Mesopsylla hebes, M. lenis. M. eucta tuschkan, три вида блох хищников — Pulex irritans, Echidnophaga popovi, Chaetopsylla sp., два вида блох мелких песчанок — Xenopsylla conformis, Ceratophyllus aralis, два вида блох мелких мышевидных грызунов — Amphipsylla rossica, Leptopsylla segnis, один вид блох насекомоядных — Synosternus longispinus и один вид птичьих блох — Frontopsylla frontalis alatau.

Таким образом, видовой спектр млекопитающих, зарегистрированных на колониях больших песчанок всеми перечисленными выше способами, а также паразитофауна нор песчанок и самих зверьков дают, по нашему мнению, достаточно полное представление о связях различных групп животных, осуществляющихся в поселениях этих грызунов. Из приведенных списков видно, что с этими поселениями связаны почти все грызуны и большинство наземных млекопитающих, обитающих в Северном Приаралье. Все это обусловливает очень большое общее экологическое и эпизоотологическое значение поселений больших песчанок.

Характер связей разных групп животных с колониями больших песчанок весьма различен. Наиболее тесный контакт имеют виды, использующие колонии для обитания, строящие в них норы, либо временно на более или менее большой срок поселяющиеся на колониях больших песчанок. Из грызунов это прежде всего малый и желтый суслики, очень часто устраивающие гнездовые норы в колониях, краснохвостая, полуденная и гребенчуковая песчанки и общественная полевка, поселяющиеся на периферии колоний больших песчанок, а нередко даже занимающие целиком необитаемые колонии (главным образом, краснохвостая и полуденная песчанки, полевка). Сюда же можно отнести обыкновенную слепушонку, нередко прорывающую свои ходы в ближайшем соседстве с колонией больших песчанок, а из хищников, часто устраивающих свои норы также на колониях,— степного хоря, корсака, лиси-

цу, барсука и волка. Однако большинство хищных млекопитающих гораздо чаще имеет контакт с колониями во время охоты на песчанок, нежели при совместном обитании с ними.

Менее тесный контакт с колониями больших песчанок свойствен тушканчикам, серому хомячку, домовым мышам и насекомоядным, ограничивающимся, по-видимому, в большинстве случаев лишь забеганием в норы. Зайцы — толай и русак — нередко имеют на колониях лежки. Колонии могут быть местом укрытия от врагов для последних видов. Так, на п-ове Кара-Тюб летом 1956 г. из устьев нор одной колонии больших песчанок были извлечены четыре молодых толая в возрасте нескольких дней.

На особенности и интенсивность межвидовых связей млекопитающих в колониях больших песчанок влияет ряд причин. Особенности этих связей определяются в первую очередь численностью, активностью и видовым спектром конкретных популяций зверьков, в той или иной мере связанных с колониями больших песчанок. Поэтому напряженность и характер осуществления межвидового контакта весьма сильно изменяются в зависимости от географических и ландшафтных особенностей расположения поселений больших песчанок, времени года и характера погодных условий того или иного года. Не останавливаясь на ландшафтно-географических особенностях этих связей, которым посвящено специальное сообщение (Крылова, Варшавский, Шилова, Шилов, Подлесский, 1957а), мы рассмотрим здесь лишь некоторые общие вопросы и частично — сезонно-годовые особенности этого явления.

ОСОБЕННОСТИ УЧАСТИЯ В МЕЖВИДОВОМ КОНТАКТЕ РАЗНЫХ ВИДОВ

Участие различных видов в контакте на колониях больших песчанок в Северном Приаралье иллюстрируется табл. 1. В ней материалы полного облова колоний на территории восточной (1955—1956 гг.) и западной (1950—1956 гг.) частей северного побережья сопоставлены с результатами определения видовой принадлежности костных остатков, собранных на колониях больших песчанок в этих же районах.

Преимущественное значение в осуществлении межвидового контакта на северном побережье моря, рассматриваемом в целом, принадлежит мелким песчанкам, составляющим 64,5% от всех добытых на колониях посторонних зверьков. Второе место (17,7%) занимают суслики, главным образом, малый суслик. Меньшую роль играют тушканчики (все вместе составляют 12,5%). Преимущественно это малый тушканчик, значительно реже — емуранчик. Участие в контакте большого тушканчика, тушканчика-прыгуна и земляного зайчика определяется десятыми долями процента, а приаральский толстохвостый тушканчик был пойман на колонии больших песчанок только один раз (добыт А. Н. Малеевым в средней части долины Сабржилга 25 мая 1953 г.).

Мелкие мышевидные грызуны в контакте с большими песчанками играют весьма незначительную роль (лишь 2,1%). Наибольшее значение в этой группе принадлежит серому хомячку, тогда как участие в контакте домовой мыши, общественной полевки и слепушонки имеет в основном случайный характер. Малая белозубка и пегий путорак регистрировались на колониях лишь однократно. Из хищников на колониях чаще всего попадался степной хорь (2,7%), значительно реже — ласка (0,4%). Перевязка была поймана на колонии больших песчанок лишь один раз. Нужно сразу оговориться, что в действительности связи куньих, в особенности хоря, с поселениями больших песчанок значительно теснее, чем это отражено в приведенных цифрах. Дело в том, что из применявшихся при облове колоний капканов № 0 и реже № 1 хори нередко освобождаются, но значительно чаще эти орудия лова уносятся

Таблица 1

*Участие различных видов зверьков в межвидовом контакте в поселениях больших песчанок в Северном Приаралье **

Виды животных	Поймано при облове 8283 колоний			Встречено костных остатков на колониях		
	количество особей	% для вида	% для группы видов	количество особей	% для вида	% для группы видов
Малый суслик	417	14,8	17,7	585	52,5	64,6
Желтый »	82	2,9		135	12,1	
Полуденная песчанка	579	20,5		39	3,5	
Гребенчуковая »	327	11,6	64,5	35	3,1	9,5
Краснохвостая »	913	32,4		32	2,9	
Тушканчик-прыгун	19	0,7		6	0,5	
Малый тушканчик	236	8,4		11	0,9	
Большой »	20	0,7		9	0,8	
Емуранчик	57	2,0	12,5	49	4,4	8,6
Приаральский толстохвостый тушканчик	1	0,05		—	—	
Земляной зайчик	12	0,4		9	0,8	
Мохноногий тушканчик	—	—		13	1,2	
Тушканчик, ближе не определенный	5	0,2		—	—	
Серый хомячок	52	1,8		16	1,4	
Домовая мышь	3	0,1	2,1	2	0,2	10,0
Общественная полевка	4	0,1		14	1,2	
Слепушонка	2	0,1		78	7,0	
Эверсманнов хомячок	—	—		2	0,2	
Степная пищуха	—	—		1	0,1	0,5
Заяц, ближе не определенный	—	—		5	0,4	
Малая белозубка	1	0,05	0,1	—	—	3,6
Пегий путорак	1	0,05		1	0,1	
Ушастый еж	Не учитывался			39	3,5	—
Ласка	11	0,4		3	0,3	
Степной хорь	77	2,7	3,1	33	2,9	3,2
Перевязка	1	0,05		—	—	
Всего	2820	100,0		1117	100,0	

* Большая песчанка и желтая пеструшка в список не включены.

попавшими в них хищниками. Роль хищников в осуществлении межвидового контакта особенно возрастает в зимнее время (Крылова, Шилова, Шилов, 1954).

Рассматривая участие различных видов в контакте, не следует также забывать, что зимоспящие грызуны — суслики и тушканчики и их эктопаразиты весной играют практически значительно бо́льшую роль, чем осенью, когда они почти совершенно из него выключаются. В табл. 1 эта закономерность не отражается вследствие обобщения материалов за все сезоны года.

Сравнение результатов облова колоний и определение собранных на них костных остатков показывает в ряде случаев несоответствие их между собой. Удельный вес сусликов и мелких мышевидных грызунов в костных остатках в четыре-пять раз больше, чем среди выловленных на колониях зверьков. Наоборот, мелких песчанок в костных остатках почти в семь раз меньше по сравнению с добытыми на колониях. То же самое, только в меньшей степени отмечается и для тушканчиков.

Аналогичные результаты по численному соотношению отдельных видов в костных остатках и при вылове их в колониях были получены Н. П. Наумовым и И. Л. Кулик (1955) для западной части северного

побережья Аральского моря (п-ов Кара-Тюб и прилегающая территория) в 1946—1950 гг. Они же дают на наш взгляд достаточно удовлетворительное в основных чертах объяснение этому явлению, сводящееся к тому, что главная причина последнего заключается в особенностях посещения и сроках пребывания разных видов на колониях больших песчанок. Суслики и мышевидные грызуны не только бывают, но и живут в колониях, устраивая здесь постоянные норы, тушканчики преимущественно лишь посещают колонии. Справедливо последнее и относительно гребенчуковой и отчасти полуденной песчанки. Что же касается краснохвостой песчанки, которая, как известно (Шилова, 1953; Крылова, Варшавский, Беседин, Шилова, 1955), регулярно поселяется в колониях большой песчанки, то несоответствие численности этого вида по данным обловов и сбора костных остатков, по-видимому, обусловливается сочетанием более сложных обстоятельств.

Нельзя согласиться лишь с предположением упомянутых выше авторов о том, что бóльшая часть костей слепушонки занесена на колонии хищными птицами. Напротив, наши наблюдения показывают, что погадки хищных птиц на колониях больших песчанок встречаются редко. К тому же и хорошая сохранность и состояние самих костных остатков слепушонок, как правило, представленных целыми костями или отдельными частями скелета (почти целые черепа, челюсти и пр.), свидетельствуют о гибели этих зверьков не от хищников, а от других причин. В то же время подземные ходы слепушонок нередко проходят через колонии больших песчанок, что приводит в таких случаях к тесному контакту с хозяевами колоний. Это, по нашему мнению, обусловливает возможность быстрой гибели слепушонок при возникновении каких-либо эпизоотий среди больших песчанок. Редкость же попадания слепушонки в капканы, расставленные в устьях нор на колониях больших песчанок, объясняется просто особенностями ее экологии, в частности, преимущественно подземным образом жизни.

Несколько иная картина особенностей связей с большой песчанкой других видов млекопитающих наблюдается при анализе паразитологических данных. Исходя из соотношения видов блох этих млекопитающих в сборах с больших песчанок и из их нор, можно заключить, что первостепенное значение в межвидовом контакте имеют суслики, блохи которых составляют 78,4%. При этом наиболее интенсивный обмен блохами у больших песчанок происходит с малым сусликом (44,4%). Второе место по обмену специфическими паразитами (10,0%) занимают мелкие песчанки. Однако, принимая во внимание отсутствие видовой специфичности массовых блох у больших и мелких песчанок в Северном Приаралье, связи и интенсивность контакта у обеих групп песчанок несомненно выше, чем это показывают приведенные цифры.

Следует еще отметить, что в разных частях Северного Приаралья, в связи с различиями видового спектра млекопитающих, обусловленными ландшафтно-стациальными особенностями, различно и участие отдельных видов животных в связях в поселениях больших песчанок. Это наглядно видно на примере урочища Чет-Кудук, расположенного на шлейфе песков в западной части Приаральских Каракумов. Характерной особенностью его является высокая численность малых сусликов, отсутствие гребенчуковых и краснохвостых песчанок и небольшая численность полуденных песчанок. В связи с этим, в отличие от данных табл. 1, характеризующих в общих чертах все северное побережье моря, в Чет-Кудуке основная роль в поддержании межвидового контакта принадлежит малым сусликам, составляющим здесь 69% выловленных на колониях больших песчанок за 1948—1950 гг. посторонних зверьков, и их блохам (82,4% от собранных на больших песчанках и в норах «чужих» блох). На долю полуденных песчанок приходится здесь всего лишь 16,5%, а на блох мелких песчанок — 8,8%.

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЖВИДОВОГО КОНТАКТА В ПОСЕЛЕНИЯХ БОЛЬШИХ ПЕСЧАНОК

Межвидовой контакт в поселениях больших песчанок значительно изменяется в различные сезоны года. Эти сезонные особенности межвидовых связей обусловливаются в основном изменением видового состава и численности контактирующих животных, а также сезонным изменением их активности.

Наиболее характерной для Северного Приаралья можно считать двухвершинную кривую сезонного изменения интенсивности межвидового контакта с повышением его весной и осенью и заметным ослаблением в середине летних месяцев. Это хорошо видно из рис. 1, на котором

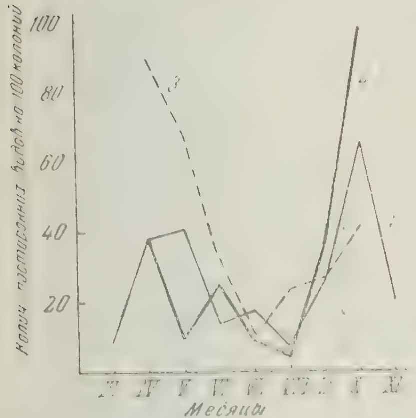


Рис. 1. Сезонные изменения интенсивности межвидового контакта в поселениях больших песчанок в центральной и восточной частях северного побережья Аральского моря в 1955—1957 гг. (по количеству особей посторонних видов, приходящихся на 100 обловленных колоний)

1 — 1955 г., *2* — 1956 г., *3* — 1957 г.

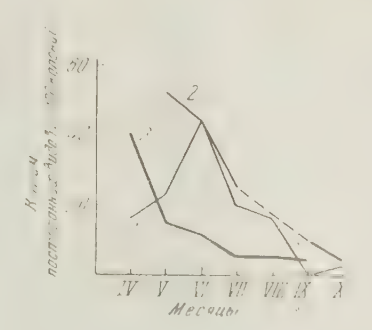


Рис. 2. Сезонные изменения напряженности межвидового контакта в поселениях больших песчанок в урочище Чет-Кудук в северо-западной части Приаральских Каракумов в 1948—1950 гг. (по количеству особей посторонних видов, приходящихся на 100 обловленных колоний)

1 — 1948 г., *2* — 1949 г., *3* — 1950 г.

в качестве примера приведены данные 1955—1957 гг. по межвидовым связям в центральной и восточной частях северного побережья моря (п-ова Чубар-Тарауз и Кок-Турнак с прилегающей территорией и западная окраина Приаральских Каракумов).

Однако в отдельных случаях можно наблюдать и иной характер изменения межвидового контакта в поселениях больших песчанок, а именно наличие только одного пика его интенсивности, приуроченного к весеннему периоду. Этот тип сезонного изменения связей, очевидно, должен быть свойствен территориям, на которых межвидовой контакт в поселениях больших песчанок осуществляется преимущественно зимоспящими видами грызунов (в частности, сусликами). И действительно, на шлейфе песков в урочище Чет-Кудук, в котором, как мы видели выше, основная роль в поддержании межвидового контакта в поселениях больших песчанок, в противоположность другим участкам данного ландшафта, принадлежит сусликам, а из мелких песчанок встречается только полуденная песчанка, напряженность контакта резко и неуклонно снижается от весны — начала лета к осени, не имея тенденции к повышению в последнем сезоне (данные 1948—1950 гг.) (рис. 2).

Но следует оговориться, что вообще на шлейфах песков при свойственном им, как правило, небольшом количестве зимоспящих видов (чаще всего один вид суслика и лишь два-три вида тушканчиков) и

обычно незначительной их плотности напряженность контакта в течение сезона меняется мало и может даже не иметь весеннего пика.

Второй типичной особенностью сезонного изменения контакта в поселениях больших песчанок является, как правило, заметно более высокая интенсивность их в весеннем периоде по сравнению с осенним. Это частично (для 1957 г.) видно из приведенного выше рис. 1, где характеризуются в целом центральная и восточная части северного побережья

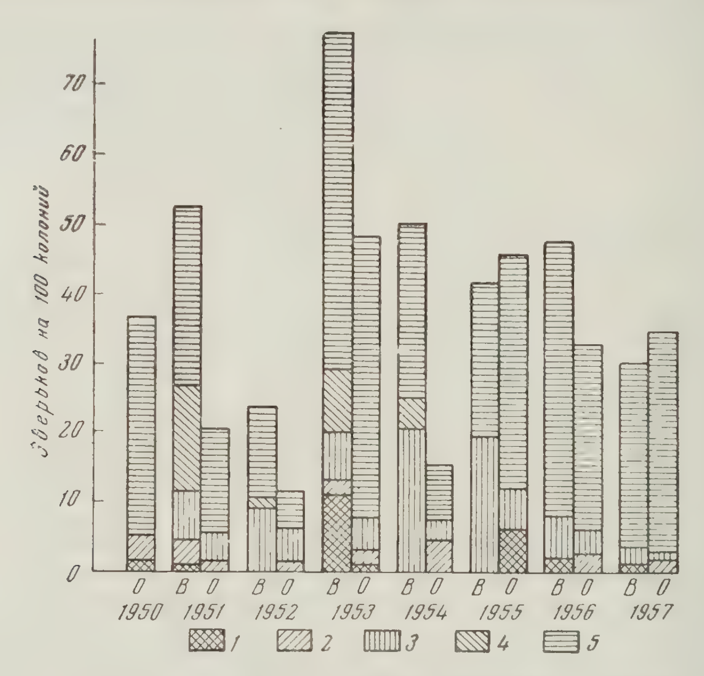


Рис. 3. Сезонные и годовые изменения интенсивности межвидового контакта в поселениях больших песчанок в западной части северного побережья Аральского моря. Обловлено колоний: осень 1950 г.—230, весна и осень 1951 г.—250 и 253, то же 1952 г.—260 и 269; 1953 г.—245 и 253; 1954 г.—223 и 220; 1955 г.—85 и 175; 1956 г.—348 и 109; 1957 г.—237 и 336; поймано зверьков в соответствующие сезоны каждого года — 83, 129 и 37, 58 и 29, 188 и 119, 111 и 33, 35 и 77, 163 и 35, 69 и 112

1 — мышевидные грызуны, *2* — куньи, *3* — тушканчики, *4* — суслики, *5* — мелкие песчанки

моря. Такое же положение наблюдается и в западном районе северного побережья. Здесь интенсивность межвидового контакта, как правило, весной — в апреле — июне тоже значительно выше, чем осенью — в сентябре — октябре (рис. 3).

Пониженная интенсивность контакта осенью в данном случае только лишь частично может быть объяснена залеганием в спячку зимоспящих видов (два вида сусликов и шесть видов тушканчиков), поскольку на территории западного района, а также восточнее ее их роль в осуществлении межвидового контакта, как уже указывалось, отнюдь не является решающей. Одной из причин более высокой интенсивности контакта весной в поселениях больших песчанок служит, по-видимому, повышенная активность зверьков в весеннее время, связанная с периодом размножения (поиски самцами самок, заселение необитаемых колоний, расселение молодняка и пр.).

Однако в двух случаях — в 1955 и 1957 гг. интенсивность контакта осенью в западной части северного побережья оказалась выше, чем вес-

ной (см рис. 3). Решающую роль в увеличении напряженности осенних связей в данном районе в упомянутые годы сыграли краснохвостая и полуденная песчанки, а в 1955 г.— также и гребенчуковая песчанка. Основной причиной этой особенности было как увеличение численности только что упомянутых видов песчанок в разбираемые годы, так и преимущественно весьма большое возрастание их подвижности и миграционной активности вследствие неблагоприятных жизненных условий (1955 г. отличался сильной засушливостью в течение всего весенне-летнего и осеннего сезонов, в 1957 г. весь теплый период, за исключением середины лета, также был сухим). О таком же превышении осеннего пика интенсивности контакта над весенним наглядно говорят и материалы 1955 и 1956 гг., касающиеся центрального и восточного районов северного побережья (см. рис. 1). Здесь осеннее повышение напряженности контакта произошло тоже за счет мелких песчанок.

Летом в наиболее жаркое время года (июль-август) во всех типах местообитаний наблюдается различное, но заметное снижение напряженности контакта. В зимнее время последний также очень сильно ослабляется и поддерживается в поселениях больших песчанок в основном только куньими (степной хорь, реже — ласка) и в меньшей степени полуденной песчанкой (Крылова, Шилова и Шилов, 1954). Роль краснохвостой и гребенчуковой песчанки в осуществлении межколониального контакта в зимнее время пока остается невыясненной.

Блохи других видов животных встречаются на больших песчанках и в их норах в течение всех сезонных сроков исследований (с марта по ноябрь включительно). Однако как видовой состав блох, занесенных на колонии больших песчанок, так и их количество в сборах резко колеблются по сезонам.

Наибольшее количество видов «чужих» блох на больших песчанках и в их норах (19 видов из 20 «чужих»), а также пик обилия этих блох на обследуемых зверьках приходятся на весенне-летний период (апрель — июнь), таким образом совпадая со временем наибольшей интенсивности межвидового контакта самих зверьков. В это время «чужие» блохи составляют до 4% всех собранных в апреле-мае блох с песчанок (колонии в сухих долинах и на плато) и 11% блох из выходов нор (колонии на плато).

Летом обмен эктопаразитами заметно ослабевает, будучи опять-таки, как и контакт самих животных, минимальным в наиболее жаркий сезон. Осенью он снова несколько возрастает, хотя в это время уже далеко не достигает весеннего пика. Осенью количество «чужих» блох на больших песчанках едва равняется 0,7 (сентябрь, глинистое плато; октябрь, котловины) и 1,3 (сентябрь, шлейф песков), в норах же они составляют лишь 0,1 (октябрь, приморские пески) и в лучшем случае — 0,5 (сентябрь, шлейф песков).

В разные сезоны в контакте участвуют определенные половые и возрастные группы животных. Материалы, собранные при облове колоний в долине Джайнак и урочище Чет-Кудук в 1948—1950 гг., в отношении малого суслика говорят о следующем. Весной, до появления на поверхности молодняка среди добытых на колониях сусликов преобладают самцы, составляющие до 61% всех зверьков. К моменту залегания взрослых самцов в спячку (начало — середина июня) основная роль в поддержании контакта переходит к молодым зверькам, на долю которых приходилось уже 85—95% от всех выловленных на колониях сусликов. Взрослые самки в это время встречаются на колониях тоже в незначительном количестве, становясь перед залеганием в спячку малоподвижными. Обычно с августа (в 1948 и 1949 гг.), реже — с сентября (в 1950 г.) малые суслики совсем перестают встречаться на колониях песчанок в связи с залеганием всей популяции этих грызунов в спячку.

ОСОБЕННОСТИ МЕЖВИДОВОГО КОНТАКТА В ПОСЕЛЕНИЯХ БОЛЬШИХ ПЕСЧАНОК В РАЗНЫЕ ГОДЫ

Межвидовой контакт на колониях больших песчанок в разные годы неодинаков как по общей величине напряженности, так и по участию в нем различных видов.

Для иллюстрации этого положения следует остановиться на особенностях межвидовых связей в поселениях больших песчанок в 1951—1957 гг. в относительно хорошо изученной западной части северного побережья моря (рис. 4).

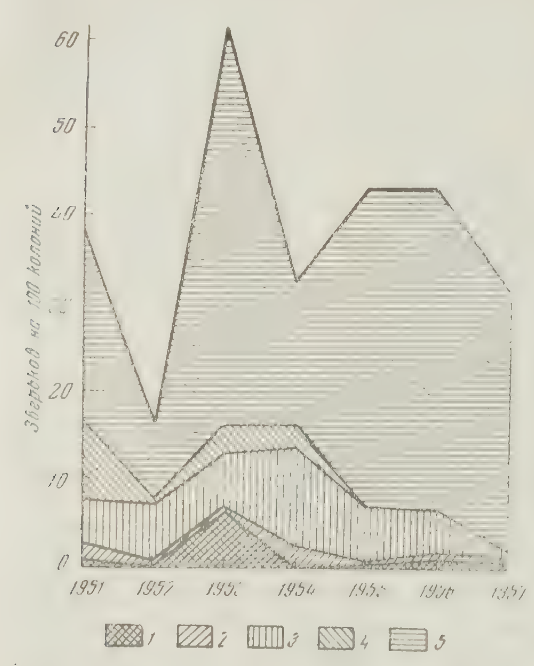


Рис. 4. Особенности межвидового контакта в поселениях больших песчанок в западной части северного побережья Аральского моря в различные годы (1950—1957 гг.). Количество обловленных колоний и пойманных зверьков для каждого года то же, что и на рис. 3 (суммированы данные весны и осени соответствующих лет)

Объяснения те же, что на рис. 3

Здесь интенсивность межвидового контакта была наиболее высокой в 1953 г., характеризовавшемся сильным размножением и повышенной миграционной активностью ряда грызунов (в первую очередь песчанок). На 100 колониях больших песчанок в 1953 г. здесь вылавливалось в среднем 51,6 посторонних зверька. Минимальная напряженность контакта зарегистрирована в 1952 г., когда на 100 обловленных колоний приходилось лишь 16,5 посторонних зверьков, т. е. в два с лишним раза ниже среднего показателя за весь период 1951—1957 гг., равного 37,4 зверька на 100 колоний, и почти в четыре раза ниже, чем в 1953 г.

Рис. 4 показывает также, что, хотя наибольшее значение в осуществлении межвидовых связей в поселениях больших песчанок в западной части северного побережья Аральского моря на протяжении всего периода исследований имели мелкие песчанки, однако в разные годы удельный вес их был весьма неодинаковым. Он изменялся от 50,0—52,9% общего количества пойманных на колониях посторонних зверьков в 1954 и 1952 гг. до 73,6—84,9 и 93,9% в 1953, 1956 и 1957 гг. При этом, судя по количеству особей, приходящихся на 100 обловленных колоний, мелкие песчанки были наиболее многочисленными в 1953, 1955, 1956 и 1957 гг. (соответственно 45,4; 36,2; 36,8 и 29,7 зверька), минимальное же количество учтено в 1952 и 1954 гг. (8,7 и 16,2 зверька).

При этом в данном районе всегда преобладали краснохвостые песчанки, составлявшие в среднем за годы наблюдений 62,3% всей группы мелких песчанок, тогда как на долю полуденных и гребенчуковых песчанок приходилось лишь 20,1 и 17,6%.

Второе место по значимости в поддержании межвидового контакта в указанном районе занимали тушканчики, удельный вес которых в разные годы составлял от 2,8 и 10,1—15,2 (1957, 1953 и 1955 гг.) до

35,4 -40,2% (1954 и 1952 гг.). Преобладающее место среди них имел малый тушканчик (в среднем 75% от всех тушканчиков). Встречаемость тушканчиков на колониях была довольно устойчивой, составляя в среднем около 6 особей на 100 обловленных колоний. Только в 1954 г. она достигла 11,5 зверька на 100 колоний, а в 1957 г. упала до 0,9.

Суслики (главным образом, малый суслик) в западной части северного побережья почти все эти годы играли крайне незначительную роль в контакте в поселениях больших песчанок, а в 1955—1957 гг. вовсе не попадались на колониях. Лишь в 1951 г. они составляли 23,5% от всех пойманных на колониях посторонних зверьков, но и тогда значение сусликов в контакте не было большим по причине их малочисленности (на 100 обловленных колоний приходилось только 8,9 сусликов). В остальные годы удельный вес сусликов был равен не более 3,5—5,2 и 7,6% (1952, 1953 и 1954 гг.).

Мелкие мышевидные грызуны, совершенно не добывавшиеся в поселениях больших песчанок в годы депрессии численности (1952, 1954 гг.), в результате интенсивного размножения в богатом осадками 1953 г. составляли в западном районе на колониях 9,1%. В другие годы их удельный вес не превышал 0,3—0,9 и 1,2—2,0% (1957, 1955, 1951 и 1956 гг.).

Куньи максимальное участие в контакте с большими песчанками имели в 1954 г. (6,9%), вслед за годом повышенной численности ряда видов грызунов (мышевидные и прежде всего — большая песчанка), в остальное же время их роль была существенно меньшей (от 1,0—2,0% в 1956 и 1953 гг., до 3,4—4,8% в 1952 и 1951 гг.).

Таким образом, подъем численности каких-либо видов обычно сопровождается повышением интенсивности контакта их с колониями больших песчанок.

ЗАВИСИМОСТЬ ИНТЕНСИВНОСТИ МЕЖВИДОВОГО КОНТАКТА В ПОСЕЛЕНИЯХ БОЛЬШИХ ПЕСЧАНОК ОТ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ И ИЗМЕНЕНИЯ ПОДВИЖНОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

Частота встречаемости «чужого» вида на колонии зависит также от плотности его населения на данной территории. В 1949 г. при плотности малых сусликов в урочище Чет-Кудук, равной 4,7 особи на 1 *га*, на 100 обловленных колоний больших песчанок (всего было обловлено 407 колоний) приходился в среднем 31 суслик. В 1950 г. там же при плотности 2 суслика на 1 *га* в пересчете на 100 колоний (обловлено 316 колоний) было добыто всего лишь 15 сусликов, т. е. вдвое меньше.

На п-ове Кара-Тюб, на котором в результате интенсивного промысла в прошлые годы численность желтых сусликов была весьма сильно разрежена, за 5 лет работы было добыто лишь пять особей этого вида (больших песчанок за это время добыто около 20 000), причем на колониях было поймано только два суслика. В центральном же участке северного побережья моря (долины Байкун, центральная Туранглы и урочище Тогузкен), где желтые суслики не промышлялись и плотность их в годы наблюдений составляла две-три взрослых особи на 1 *га*, около 40% колоний больших песчанок в 1952 г. и около 80% в 1957 г. было заселено этими грызунами.

О прямой зависимости интенсивности контакта от плотности сопутствующего большой песчанке вида (в данном случае малого суслика) свидетельствуют также результаты анализа костных остатков, собранных на колониях больших песчанок в сухих разнотравных долинах северного побережья (табл. 2).

Частота встречаемости «чужих» блох на больших песчанках также в значительной степени зависит от плотности их основных хозяев в данном местообитании. Так, в урочище Чет-Кудук блохи малого суслика,

Таблица 2

Особенности контакта малых сусликов в поселениях больших песчанок на северном побережье Аральского моря (по численности зверьков и костных остатков на колониях)

Долины	Средняя плотность малых сусликов на 1 *га* за ряд лет	Всего осмотрено колоний больших песчанок	Количество особей (костные остатки)		Малых сусликов в % от всех видов	Число особей малых сусликов (по костным остаткам) на 1 осмотренную колонию
			всех видов	малых сусликов		
Саралжинсай	4,3	77	82	24	29,3	0,3
Джайнак	4,8	85	112	51	45,5	0,6
Мергенсай	4,4	43	22	12	54,5	0,3
Чокусу	3,8	60	100	38	38,0	0,6
Кияксай	0,9	45	26	4	15,4	0,09
Сабржилга	1,0	80	46	2	4,4	0,02
Алтыказан	0,7	116	68	6	8,9	0,06
Кумсай	1,3	58	15	1	6,7	0,02

собранные на больших песчанках, в 1949 г. составили 1,8%, а в 1950 г. в условиях только что указанного сокращения численности сусликов — уже лишь 1,2% (снижение встречаемости на 33%).

Интенсивность межвидового контакта в поселениях больших песчанок существенно зависит и от уровня численности основного вида — хозяина колоний. Наблюдения показывают, что мелкие виды животных заселяют в основном необитаемые колонии больших песчанок и при восстановлении численности основного вида постепенно вытесняются им. Так, на северном побережье моря краснохвостые песчанки при депрессии численности больших песчанок осваивают до 46% ее колоний (долина Джайнак, осень 1949 г.). Желтые суслики на северном побережье моря также в заметно большей степени заселяют необитаемые колонии песчанок (42—43%) по сравнению с обитаемыми (от 22—23 до 38—39%). Гнездовые норы малых сусликов встречаются на необитаемых колониях значительно чаще, чем на обитаемых. На это уже указывалось в литературе (Крылова, Варшавский, Беседин, Шилова, 1955).

Увеличение интенсивности контакта может особенно возрастать с ухудшением жизненной обстановки грызунов, в частности кормовых условий, в их местообитаниях. Так, в очень сухом 1951 г. даже при крайне незначительной численности малых сусликов (в результате ранней засухи почти весь молодняк этого вида погиб еще до выхода из нор) на п-ове Кара-Тюб суслики, как указывалось выше, составили 23,5% (39 зверьков) от всех выловленных на колониях больших песчанок посторонних грызунов, тогда как в другие более благоприятные годы (например, в 1952 и 1954 гг.) их участие в контакте в этом районе выражалось максимально только 3,5—7,6%. На 100 обловленных колоний в 1951 г. здесь пришлось около девяти сусликов, в другие же годы, несмотря на более высокую численность популяции данного вида, этот показатель был в 3—14 раз ниже. Таким образом, повышенная подвижность сусликов, вызванная поисками лучших кормовых участков и обусловившая резкое увеличение межвидовых связей, оказалась во много раз сильнее подвижности, вызываемой ростом популяции вида в результате размножения.

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ МЕЖВИДОВОГО КОНТАКТА В РАЗНЫХ ТИПАХ ПОСЕЛЕНИЙ БОЛЬШИХ ПЕСЧАНОК В РАЗЛИЧНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

В разных местообитаниях, в связи с различием видового спектра млекопитающих, а также их численности и особенностей подвижности, наблюдаются заметные различия в интенсивности и характере межви-

дового контакта. Так, в засушливом 1955 г. на северном побережье моря с прилегающей территорией наибольшая интенсивность контакта была отмечена для ленточных поселений больших песчанок. В разнотравно-злаковых сухих долинах, которым свойствен этот тип поселений песчанок, на 100 обловленных колоний в данном году приходилось 35,1 посторонних зверьков, причем в приморской части долин и на побережье, где иногда сходятся устья нескольких долин, этот показатель увеличивался до 50,4. Почти такая же, как и в сухих долинах (38,5 особей на 100 колоний), встречаемость второстепенных видов на колониях была зарегистрирована и на остатках арычной сети на брошенных старопахотных участках. Меньшая встречаемость второстепенных видов на колониях (22,1—23,5 «чужих» зверьков на 100 колоний) была отмечена для мозаичных поселений больших песчанок на шлейфах песчаных массивов, в глинистых котловинах и небольших западинах рельефа.

Гораздо более высокая интенсивность межвидовых связей в местообитаниях с ленточными поселениями больших песчанок может быть подтверждена и на примере контакта с этими грызунами малых сусликов. Так, в 1948 г. в урочище Чет-Кудук (шлейф песков с преимущественно диффузными поселениями песчанок) при плотности, равной 4,3 суслика на 1 *га*, на 100 обловленных колоний приходилось 16 сусликов, а в долине Джайнах с почти той же плотностью сусликов (4,8 особи на 1 *га*) — 36 зверьков этого вида. Соответственно этому в Чет-Кудуке было заселено сусликами лишь 14,7% колоний больших песчанок (осмотрено 258 колоний), а в Джайнаке — 34,6% (осмотрено 126 колоний). Бóльшая интенсивность контакта малых сусликов с песчанками в долине Джайнак по сравнению с Чет-Кудуком подтверждается и паразитологическими материалами. Блохи малого суслика, собранные на больших песчанках, в последнем урочище составляли 4,3% общего количества всех блох, тогда как в Джайнаке их удельный вес равнялся 7,3%.

Интенсивность обмена блохами больших песчанок с другими млекопитающими также различна в зависимости от типа поселений и характера местообитаний, причем количество «чужих» видов блох на больших песчанках и в их норах несколько отличается. Видовой спектр блох других млекопитающих наиболее богат также в ленточных поселениях больших песчанок, т. е. в сухих разнотравно-злаковых долинах (15 из 20 зарегистрированных посторонних видов блох) и на шлейфах песков по узкой кромке последних при переходе их в глинистую пустыню. Некоторое обеднение количества «чужих» видов блох (снижение до 10 видов) происходит в плакорной глинистой пустыне и в приморских песках. Минимальное количество посторонних блох (восемь видов) наблюдается в котловинах и западинах рельефа.

Таким образом, наличие того или иного количества блох других млекопитающих также дает представление о видовом спектре контактирующих животных в местообитаниях. При этом более высокая интенсивность контакта наблюдается на стыках местообитаний, тогда как в каждом из них в отдельности она может быть значительно меньшей. Так, на кромке песков регистрируется бóльшая зараженность песчанок посторонними видами блох, чем в глубине песчаных массивов, где количество «чужих» блох незначительное.

ЛИТЕРАТУРА

Варшавский С. Н. и Шилов М. Н., 1955. Новые данные по распространению некоторых млекопитающих, преимущественно грызунов в Северном Приаралье и прилежащих районах, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. LX, вып. 5.

Крылова К. Т., Варшавский С. Н., Беседин Б. Д., Шилова Е. С., 1955. О восстановлении численности большой песчанки после борьбы с нею, Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. 4.

Крылова К. Т., Варшавский С. Н., Шилова Е. С., Шилов М. Н., Подлесский Г. И., 1957. Предварительные результаты изучения межвидового контакта в поселениях больших песчанок в Северном Приаралье, Научн. конф. по природн. очаговости и эпидемиол. особо опасных инфекционных заболеваний, Тезисы докл., Саратов.— 1957а. Ландшафтно-географические особенности межвидового контакта в поселениях больших песчанок в Приаралье, Матер. к совещ. по вопр. зоогеогр. суши, Тезисы докл., Львов.

Крылова К. Т., Шилова Е. С. и Шилов М. Н., 1954. Особенности экологии большой песчанки в зимний период в условиях Северного Приаралья, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. LIX, вып. 2.

Наумов Н. П. и Кулик И. Л., 1955. О костях млекопитающих, собранных на колониях больших песчанок, Сб. «Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии», т. IX.

Шилова Е. С., 1953. О распространении и стационарном размещении краснохвостой песчанки в Северном Приаралье, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. LVIII, вып. 2.

PECULIARITIES OF INTERSPECIFIC CONTACTS IN THE SETTLEMENTS OF RHOMBOMYS OPIMUS LICHT. ON NORTH ARAL TERRITORY

K. T. KRILOVA, S. N. VARSHAVSKII, E. S. SHILOVA, M. N. SHILOV, G. I. PODLESSKII, M. G. KOMARDINA

Aral Sea Anti-Plague Station and Aral Branch of the Moscow Society of Naturalists

Summary

The authors analyse peculiarities of interspecific relationships in the settlements of Rhombomys opimus Licht. on North Aral Territory. By meas of trapping and collection of bony remains 25 animal species were revealed to be dwelling in the colonies of R. opimus; 20 flea species of other animals were found on them and in their nests. The greatest part in the contacts is taken by Meriones meridianus Pall., M. erythrourus Gray., M. tamariscinus Pall., Citellus pygmaeus Pall. and some Dipodidae (Allactaga elater Licht, and Scirtopoda telum Licht.). The contact is most intensive in spring and autumn and in the years with increased population and migration activity of rodents. Contact intensity depends also on the specific spectrum and population density of animals dwelling in a particular range and on the population density of the main host, R. opimus Licht. Interspecific contact is different in different types of R. opimus settlements (more intensive in band-settlements), as well as in different habitats, being the greatest in dry mixed grass valleys and on landscape junctions.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1961, том XL, вып. 3

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ СЕРДЦА У ЛОСЯ

А. К. ПЕТРОВ

Кафедра анатомии и физиологии Ивановского сельскохозяйственного института

О лосе очень мало работ, посвященных изучению его интерьера и, в частности, таких органов, как сердце.

Имеющиеся в литературе сведения о размерах сердца лося (Кулагин, 1932), о его весе (Капланов, 1948; Кнорре, 1953) отрывочны и касаются только взрослых животных.

А. И. Лихачев (1955, 1959) приводит сведения о весовых изменениях сердца в утробном развитии лося и у взрослых быков. Однако некоторые его данные вызывают сомнения. Так, в работе 1955 г. относительный вес сердца в 2,3% автором определен для 1,5-месячного плода, а в работе 1959 г. (диссертация) тот же вес отнесен к 72-суточному, т. е. почти к 2,5-месячному плоду. В литературе совершенно нет данных, касающихся изменений роста сердца у лося в постнатальном развитии.

Мы изучили весовые и линейные изменения в росте сердца у лося в процессе его индивидуального развития. Материалом для нашего исследования послужили сердца лосей от 3-месячного утробного возраста до взрослого

В период утробного развития сердце значительно увеличивается в весе, гораздо меньше в длину и еще меньше в ширину. В постнатальном развитии сердце продолжает увеличиваться больше в весе, затем в ширину и, наконец, в длину. Таким образом, в утробном развитии рост сердца в ширину отстает от его увеличения в весе и в длину, а после рождения рост сердца в ширину значительно обгоняет его рост в длину (табл. 1).

Данные табл. 2 показывают, что с возрастом интенсивность роста сердца у лося уменьшается. Рост сердца в весе, в длину и в ширину происходит хотя и одновременно, но с различной интенсивностью. До 5-месячного утробного возраста сердце увеличивается более интенсивно в весе, чем в длину и тем более в ширину. С 5 до 6 мес. сердце больше увеличивается в ширину, несколько меньше в длину и еще меньше в весе; практически в это время сердце растет в весе и в длину с почти одинаковой интенсивностью. С 6 мес. утробного развития до взрослого сердце значительно больше увеличивается в весе, чем в длину и ширину, за исключением времени от 1,5 до 3 лет, когда рост сердца в ширину и тем более в длину несколько превосходит свой рост в весе. Что касается роста сердца в это же время в длину и ширину, то можно отметить, что от 6-месячного утробного возраста и до рождения сердце больше увеличивается в длину, чем в ширину; от рождения и до 1,5 лет оно больше растет в ширину, чем в длину, а затем снова рост сердца в длину, хотя и незначительно, превосходит его рост в ширину.

Интересно отметить, что если до 1,5-летнего возраста длина сердца преобладает над его шириной (в абсолютных цифрах), то с 1,5-летнего

возраста длина и ширина сердца становятся одинаковыми. В соответствии с этим изменяется и форма сердца. До 1,5-летнего возраста сердце имеет форму равнобедренного треугольника, а затем оно принимает форму равностороннего треугольника. Если учесть, что равные длина и ширина сердца, а также и указанная форма его свойственны взрослым лосям, то можно сказать, что тип сердца складывается у лося к 1,5 годам.

Данные, приведенные в табл. 3, показывают, что у плода от 3 до 4 мес. левый желудочек больше увеличивается в длину, чем в ширину, а правый наоборот. От 4 до 5 мес. оба желудочка больше увеличиваются в длину, чем в ширину, при этом правый желудочек увеличивается в длину больше, чем левый, а в ширину больше увеличивается левый, чем правый. От 5 до 6 мес. оба желудочка больше растут в длину, чем в ширину, причем левый желудочек растет в длину несколько больше правого, интенсивность же роста обоих желудочков в ширину одинакова. От 6 мес. до рождения оба желудочка растут почти с одинаковой интенсивностью и больше в длину, чем в ширину. Рост в ширину преобладает в правом желудочке. От рождения и до 3 мес. рост обоих

Таблица 1

Рост сердца в утробном и постнатальном развитии лося

Развитие	Коэффициенты роста сердца		
	в весе	в длину	в ширину
Утробное	43,18	3,86	3,06
Постнатальное	31,24	2,72	4,09

Таблица 2

Интенсивность роста сердца у лося

Возраст	Вес		Длина		Ширина	
	Абс. вес, *г*	Коэффициент роста	Абс. длина в *см*	Коэффициент роста	Абс. ширина в *см*	Коэффициент роста
Плод 3 мес.	2,12	6,42	2,1	1,98	1,8	1,86
» 4 »	13,61	4,3	4,15	1,46	3,35	1,39
» 5 »	38,5	1,13	6,05	1,14	4,65	1,18
» 6 »	66,0	1,39	6,88	1,18	5,5	1,0
Новорожденный	91,35	3,59	8,1	1,48	5,5	1,7
3 мес.	323,0	4,54	12,0	1,6	9,3	1,81
1,5 года	1465,0	1,32	18,0	1,44	18,0	1,39
2 года 9 мес.	1939,0	1,48	26,0	—	25,0	—
8 лет	2860,0		22,0		22,5	

Таблица 3

Рост желудочков сердца в длину и ширину

Возраст	Левый желудочек				Правый желудочек			
	Абс. длина в *см*	Коэффициент роста	Абс. ширина в *см*	Коэффициент роста	Абс. длина в *см*	Коэффициент роста	Абс. ширина в *см*	Коэффициент роста
Плод 3 мес.	1,4	2,14	1,4	2,0	1,5	1,47	1,2	2,25
» 4 »	3,0	1,6	2,2	1,54	2,2	1,95	2,7	
» 5 »	4,8	1,14	3,4	1,0	4,3	1,02	3,8	1,0
» 6 »	5,5	1,12	3,4	0,94	4,4	1,14	3,8	1,05
Новорожденный	6,2	1,3	3,2	1,63	5,0	1,0	4,0	1,35
3 мес.	8,0		5,2		5,0		5,4	

желудочков в ширину преобладает над их ростом в длину, причем левый желудочек увеличивается и в длину и в ширину интенсивнее правого.

В табл. 4 приведены данные, характеризующие взаимосвязь роста сердца и увеличения живого веса.

Таблица 4

Отношение веса сердца к живому весу у лося

Возраст	Живой вес в г	Вес сердца в г	Относительный вес сердца в % к живому весу	Абсолютно-относительный вес сердца
Плод 3 мес.	190,0	2,12	1,11	1/90
» 4 »	1883,0	13,61	0,72	1/139
» 5 »	5920,0	38,5	0,65	1/154
» 6 »	8822,0	66,0	0,75	1/134
Новорожденный	12 673,5	91,55	0,72	1/139
3 мес.	41 000	323,0	0,79	1/126
1,5 года	220 000	1465,0	0,67	1/150
2 года 9 мес.	325 000	1939,0	0,56	1/162
8 лет	400 000	2860,0	0,71	1/140

Из данных, приведенных в табл. 4, можно заключить, что у плода от 3 до 6 мес. сердце в своем весовом росте отстает от увеличения живого веса; от 6 мес. утробного развития и до 3 мес. после рождения вес сердца обгоняет живой вес, а затем снова отстает от него. Из этих же данных видно, что наибольший относительный вес сердца у плода 3 мес., перед рождением и у молодняка первых 3 мес. жизни.

Сказанное подтверждается и тем, что на 1 *кг* живого веса приходится веса сердца: в 3 мес. утробного развития — 11,16 *г*; в 4—7,22 *г*; в 5—6,5 *г*; в 6—7,48 *г*; у новорожденного — 7,22 *г*; в 3 мес.— 8,0 *г*; в 1,5 года — 6,7 *г*; в 3 года — 5,96 *г*; в 8 лет — 7,15 *г*.

Наши данные о внутриутробном развитии сердца лося можно сравнить с литературными данными В. К. Бирих (1957) о развитии сердца у крупного рогатого скота (табл. 5).

Таблица 5

Относительный вес сердца к живому весу у плодов лося и крупного рогатого скота (в процентах)

ъекты изучения	Возраст в мес.								
	2	3	4	5	6	7	8	9	Новорожденные
Лось	—	1,11	0,72	0,64	0,75	—			0,72
Крупный рогатый скот	1,17	1,07	1,03	0,81	0,79	0,75	0,73	0,71	0,71

Оказывается, что, несмотря на различия в показателях относительного веса сердца у лося и крупного рогатого скота, в развитии сердца этих животных наблюдается одна и та же закономерность уменьшения относительного роста сердца с возрастом. При этом различия в показателях относительного веса сердца у лося и крупного рогатого скота связаны с возрастом до 5 мес. утробного развития, после которого относительный вес сердца у этих животных становится почти одинаковым.

Данные, приведенные в табл. 1, 2, 3 и 4, позволяют установить прямую связь онтогенетических изменений сердца с его различным функциональным состоянием в разные возрастные и экологические периоды развития.

В ускоренном развитии сердца до 3-месячного утробного возраста находят свое выражение раннее кровообращение (желточное и аллантоид-

ное) и известное положение о том, что сердце первым начинает функционировать. «Тяжелое» сердце у плода перед рождением и у новорожденного связано с изменением его функции, с увеличением его нагрузки в соответствии с изменением в круге кровообращения, с открытием малого круга кровообращения, переходом от плацентарного кровообращения к кровообращению взрослого. Увеличение мощности сердца у лосят до 3-месячного возраста связано с усиленными движениями их в это время, с необходимостью следовать за матерью, за стадом.

Из сопоставления относительного веса сердца лося и крупного рогатого скота как представителей жвачных, а также и других сельскохозяйственных животных видно, что если у лося относительный вес сердца составляет 1/140 часть или 0,71% живого веса, то у крупного рогатого скота он составляет 0,4%, у лошадей-тяжеловозов — 0,6%, у рысаков до 1,04%, у собак от 0,85 до 1,4%, у свиней — 0,28% (Климов и Акаевский, 1951) и у овец — 046—0,50% (Angst, 1958).

Таким образом, по относительному весу сердце лося почти в два раза больше, чем у крупного рогатого скота, в 2,5 раза больше, чем у свиней, примерно равно сердцу тяжеловоза, в 1,5 раза меньше, чем у рысака.

Если из этих данных составить сравнительный ряд, то получим последовательность, в которой сердце лося по своей мощности (относительному весу) занимает 3-е, т. е. среднее место: собака — 1,4% (I), лошадь рысак — 1,04 (II), лось — 0,71 (III), лошадь-тяжеловоз — 0,6 (IV), крупный рогатый скот — 0,4 (V), овцы — 0,46—0,5 (VI), свиньи — 0,28 (VII).

Эти сравнительные данные совершенно определенно отражают образ жизни этих животных, условия их существования и связанную с ними активность в движении, интенсивность кровообращения, а следовательно, и обменных процессов. Известно, насколько мало подвижны крупный рогатый скот и свиньи и насколько, наоборот, подвижны собаки и лошади. В соответствии с этим и сердце у них по относительному весу различно. Любопытно, что сердце лося занимает в этом сравнительном ряду среднее место и близко к сердцу лошадей-тяжеловозов. Очевидно, это можно объяснить тем, что, хотя лось и быстроходное животное, однако этой своей способностью он пользуется относительно редко — лишь в тех случаях, когда ему необходимо уйти от опасности. Обыкновенно же он в поисках пищи делает переходы с одного места на другое и, поскольку лось — лесное и болотное животное, ему приходится затрачивать много энергии, главным образом, на преодоление лесных зарослей, топких болот, а зимой — глубокого снега. Иначе говоря, лось — шаговое животное, приближающееся в этом отношении к лошадям-тяжеловозам. И действительно, практика хозяйственного использования лосей в связи с опытами их одомашнивания в Печоро-Илычском заповеднике (Кнорре, 1956) показала, что лось мало приспособлен к быстрой езде и может быть использован, главным образом, как вьючное животное.

Имеют ли место половые различия в росте сердца и темпах его дифференцировки? Обратимся к данным, приведенным в табл. 6.

Приведенные в таблице данные показывают, что у 3-месячного плода сердце и по весу и по размерам больше у самок, чем у самцов. С 4-месячного возраста плода сердце по весу и в ширину больше у самцов, чем у самок, в длину до 4 мес. оно больше у самок, а с 5 месяцев, наоборот, у самцов. В соответствии с этим различия в интенсивности роста сердца выражены в том, что у плода 3—4 мес. она выше у самцов, а 4—5 мес.— у самок. Линейный же рост сердца (в длину и ширину) в это время преобладает у самцов.

Из данных, приведенных в табл. 7, видно, что относительный вес сердца только в 3-месячном возрасте утробного развития преобладает у самок, а затем, хотя и незначительно — у самцов.

Таблица 6

Весовые и линейные изменения сердца у самок и самцов лося

Возраст	♀ Абс. вес в *г*	♀ Коэффициент роста	♂ Абс. вес в *г*	♂ Коэффициент роста	♀ Абс. длина в *см*	♀ Коэффициент роста	♂ Абс. длина в *см*	♂ Коэффициент роста	♀ Абс. ширина в *см*	♀ Коэффициент роста	♂ Абс. ширина в *см*	♂ Коэффициент роста
Плод 3 мес.	2,43		1,81		2,3		1,9		1,9		1,7	
		4,96		8,38		1,87		2,1		1,68		2,06
» 4 »	12,05		15,17		4,3		4,0		3,2		3,6	
		3,07		2,64		1,32		1,6		1,34		1,4
» 5 »	37,0		40,0		5,7		6,4		4,3		5,0	
		—		1,63		—		1,08		—		1,1
» 6 »	—		65,0		—		6,9		—		5,5	
		—		1,51		—		—		—		—
Новорожденный	84,8		98,3		8,1		—		5,5		—	
		—		3,28		—		—		—		—
3 мес.			323,0				12,0				9,3	

Таблица 7

Относительный вес сердца у разнополых и однополых плодов — парабионтов лося

Возраст	Пол	Живой вес в *г*	Вес сердца в *г*	Относительный вес сердца в % к живому весу	Абсолютно-относительный вес
Плод 3 мес.	♀	213,0	2,43	1,14	1/88
» 3 »	♂	167,0	1,81	1,08	1/92
» 4 »	♀	1721,0	12,05	0,7	1/14
» 4 »	♂	2045,0	15,17	0,74	1/135
» 5 »	♀	5755,0	37,0	0,64	1/156
» 5 »	♂	6085,0	40,0	0,65	1/152
» 6 »	♂	9135,0	65,0	0,71	1/140
» 6 »	♂	8510,0	67,0	0,78	1/127
Новорожденный	♀	12 037,0	84,8	0,70	1/142
»	♂	13 310,0	98,3	0,73	1/135

Вес, величина сердца и изменения в его росте различны не только у разнополых, но и у однополых парабионтов. Так, например, бычки-парабионты в 6-месячном возрасте утробного развития, различные по весу, имеют различный вес и размеры сердца. Вес одного бычка равен 9135 *г*, вес его сердца 65 *г*, а другого соответственно 8510 *г* и 67 *г* (табл. 7).

Таким образом, приведенные в табл. 6 и 7 данные не дают оснований для того, чтобы особенности в темпах развития сердца у самцов и самок отнести исключительно к половым различиям.

Сравнение данных проведенных нами ранее исследований по изменению живого веса, телосложения, скелета (Петров, 1957, 1958, 1958а, 1958б), желудочно-кишечного тракта (Вишневская, личное сообщение) в онтогенезе лося показывают, что в развитии сердца имеются свои особенности (табл. 8).

Из сравнения интенсивности весового роста вышеуказанных органов видно, что в утробном развитии самым быстрым ростом отличается скелет, за ним идет желудок, кишечник, затем живой вес и, наконец, сердце. Если же ввести в этот ряд вес отдельных частей скелета и кишечника, т. е. осевой и периферический отделы скелета и тонкий и толстый отделы кишечника, то эта последовательность изменится настолько, что на первом месте по интенсивности роста окажется периферический отдел

Таблица 8

Весовой рост некоторых органов у лося в утробном и постнатальном развитии

Развитие	Коэффициенты роста								
	Живой вес	скелет			желудочно-кишечный тракт*				Сердце
		весь	осевой	периферический	желудок	весь кишечник	тонкий отдел	толстый отдел	
Утробное	66,7	115,7	56,6	265,0	104,5	90,0	84,6	115,7	43,2
Постнатальное	25,9	10,7	13,3	9,4	52,0	23,3	17,0	46,0	31,2

* Данные М. Д. Вишневской.

скелета, за ним — толстый отдел кишечника, затем желудок, тонкий отдел кишечника, живой вес, осевой отдел скелета и наконец, сердце. В постнатальном развитии первое место по интенсивности роста занимает желудок, второе — толстый отдел кишечника, третье — сердце, четвертое — живой вес, пятое — тонкий отдел кишечника, шестое — осевой отдел скелета и седьмое, последнее место — периферический отдел скелета.

Таким образом, в этом сравнении органов по интенсивности их роста сердце занимает в утробном развитии последнее место, а в постнатальном — третье.

Эта последовательность развития органов у лося обусловлена исторически сложившимся взаимодействием организма с его экологическими условиями, определяющими особенности структуры и функции организма в процессе его индивидуального развития. Ускоренное развитие периферического отдела скелета, т. е. конечностей, в утробное время связано с необходимостью следования за матерью как единственным источником питания новорожденного в первое время жизни. С питанием связана необходимость развития желудочно-кишечного тракта, который и занимает по интенсивности развития следующее за периферическим скелетом место. С развитием желудочно-кишечного тракта связано развитие осевого отдела скелета. Поскольку новорожденный лосенок мало подвижен и больше лежит, скрываясь и затаиваясь в кустах, сердце в утробное время отстает в развитии от периферического скелета и кишечника. Переход лосенка после рождения к активным движениям как одному из факторов его дальнейшего развития и существования, и, в связи с этим, увеличение нагрузки на сердце обусловливают ускоренное развитие сердца, ставя его по интенсивности развития на третье место по сравнению с периферическим отделом скелета и кишечником.

ЛИТЕРАТУРА

Бирих В. К., 1957. Некоторые особенности морфологии скелета и внутренних органов крупного рогатого скота на различных стадиях внутриутробного развития, Тр. Пермск. с.-х. ин-та, т. XV.

Капланов Л. Г., 1948. Тигр, изюбрь, лось, Изд-во Моск. о-ва испыт. природы.

Климов А. Ф. и Акаевский А. И., 1951. Анатомия домашних животных, т. II, М.

Кноррс Е. П., 1953. Лось в СССР, Дис.— 1956. Опытная лесоферма, Сыктывкар.

Кулагин Н. В., 1932. Лось в СССР, Тр. лабор. приклад. зоол. АН СССР.

Лихачев А. И., 1955. Размножение и эмбриональное развитие лося, Тр. Томск. гос. ун-та, т. 131.—1959. Морфологические исследования в познании биологии и продуктивности лосей как жвачных животных, Автореф. дис., Казань.

Петров А. К., 1957. Закономерности роста скелета лося и крупного рогатого скота, Тр. Моск. ветерин. акад., т. XIX, вып. 1.— 1958. Экстерьерные данные лося и крупного рогатого скота в онтогенезе, Тр. Моск. ветерин. акад., т. XXII, вып. 1.— 1958а. Закономерности роста живого веса лося и крупного рогатого скота, Тр. Ивановск. с.-х. ин-та, вып. 16.— 1958б. Изменение телосложения в онтогенезе лося и крупного рогатого скота, Тр. Ивановск. с.-х. ин-та, вып. 16.

REGULARITIES OF THE INDIVIDUAL DEVELOPMENT OF THE HEART IN ELKS

A. K. PETROV

Department of Anatomy and Physiology, Ivanovo Agricultural Institute

S u m m a r y

Investigations on the growth of the heart in the process of individual development of elks showed ontogenetic alterations of the heart in this Ungulates to be related to its different functional state in different age and ecological periods of development.

Analysis of weight changes in the body, skeleton, intestine and heart of elks showed that during the intra-uterine developmental period the peripheric portion of the skeleton takes the first place by its growth intensity, followed by the alimentary tract, live weight, axial portion of the skeleton, while the heart takes the last place. During the postnatal development the first place by growth intensity is taken by the stomach, followed by large intestine, heart, live weight, small intestine, axial portion of the skeleton and peripheric portion of this latter.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1961, том XL, вып. 3

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

К ЗООГЕОГРАФИИ ПЛАНАРИЙ СССР

Н. А. ПОРФИРЬЕВА

Кафедра зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета

Изучая планарий сначала Кавказа, а затем Средней Азии (Порфирьева, 1959, 1960), мы получили материал, характеризующий взаимоотношения фаун планарий этих двух областей друг с другом и с фаунами прилежащих районов, что позволило показать их место на общем фоне Палеарктики.

Н. А. Ливанов (1951) показал, что в горных речках и ручьях южного Крыма, Кавказа и Закавказья и далее в Иране и Копет-Даге обитают планарии, неотличимые по внешнему виду от европейской Dugesia gonocephala (Duges). Для большей точности описания материала он выделил как самостоятельные виды Dugesia transcaucasica, D. taurocaucasica и D. iranica, отметив в то же время несомненное родство их с исходной западноевропейской D. gonocephala.

Изучая фауну планарий Кавказа по сборам Зоологического института АН СССР 1951—1954 гг., мы показали (1959 г.), что она складывается из трех составных частей:

1. Представители семейства Dendrocoelidae — подвиды планарий, обитающих в пещерных водах горных систем юга Европы: в Пиренеях — Amyadenium brementi (Beauch), в Румынии — Apodendrocoelum lipophallus (Beauch), в Динарских Альпах — Dendrocoelum spelaeum (Kenk), а в условиях Кавказа — живущие в открытых водоемах, пигментированные и имеющие глаза формы: Amyadenium brementi oculatum, Apodendrocoelum lipophallus superficialis и Dendrocoelum spelaeum caucasicum.

2. Представители семейства Planariidae, близкие к широко распространенной в Западной Европе D. gonocephala, являющиеся ее географическими подвидами: D. g. transcaucasica, D. g. taurocaucasica, D. g. praecaucasica, D. g. bacurianica.

3. Phagocata armeniaca (Kom.), родичи которой в Европе не известны, а близкие виды найдены в Телецом озере (Sphalloplana ductosacculata N. Liv. и Z. Sab.) и в северных и центральных штатах Северной Америки [Phagocata velata (String)] [1].

Таким образом, мы еще раз подтвердили данные о том, что фауна Кавказа включена в непрерывную цепь с фауной планарий Альпийской складчатости, центр видообразования которой лежит в Западной Европе, а на восток она доходит до хребта Кугитанг-Тау. Ее восточными форпостами являются Кавказ, Копет-Даг и Иран.

В противоречии с этими взглядами находятся данные японских исследователей Иджима и Кабураки (J. Ijima and T. Kaburaki, 1916) и Окугава и Кавакатсу (K. I. Okugava and M. Kawakatsu, 1956), описывающих D. gonocephala с Японских о-вов, из Кореи, Северного и Среднего Китая и Маньчжурии. Как объяснить такой большой разрыв в ареале вида, совершенно не встречающегося в Сибири и Центральной Азии? Нам представляется, что здесь имеет место ошибка, подобная той, которая была допущена Арндтом (W. Arndt, 1918, 1926). Он находил в ручьях и речках Сибири вплоть до Дальнего Востока Crenobia alpina (Dana), широко распространенную наряду с D. gonocephala в европейской части Палеарктики. С легкой руки Арндта и ряд других специалистов по планариям безоговорочно приняли C. alpina за типичного транспалеаркта. Свои определения Арндт основывал лишь на внешнем виде планарий, так как имевшиеся в его распоряжении экземпляры были неполовозрелыми.

Н. А. Ливанов и З. И. Забусова (1940), исследовавшие планарий бассейна Телецкого озера и Прибайкалья, описывают новый род Penecurva и вид P. sibirica (Sab.), ранее описанный И. П. Забусовым как Planaria sibirica, по внешнему виду крайне сходный с C. alpina. Основываясь на отсутствии в Прибайкалье, в алтайском материале, в Саянах и в сборах других исследователей, кроме Арндта, C. alpina, Н. А. Ливанов и З. И. Забусова считают, что этого вида в Сибири нет, а за него Арндт принимал сибирские виды Penecurva.

Рисунки японских авторов позволяют предполагать, что и в Японии имеются не-

[1] Ph. armeniaca описана Ю. Комареком как эндемик Кавказа, но в 1958 г. отмечена де Бошаном (P. de Beauchamp, 1958) в Анатолии.

D. gonocephala, а представители рода Penecurva, хотя Окугава (K. I. Okygawa, 1953) и указывает, что он сравнивал японских и берлинских представителей этого вида и не нашел между ними морфологических различий. Тем не менее на рисунке Иджима и Кабураки (1916), дающих схему в сагиттальном разрезе, асимметричный пенис с сильно развитой дорсальной губой сходен с таковым у Penecurva, получившей отсюда свое название. А на фронтальной схеме полового аппарата, взятой из исследования Икеда, в работе Окугава и Кавакатсу (1956) яйцеводы соединяются в общий проток, впадающий в мужской атрий впереди устья канала семеприемника, что также характерно для рода Penecurva, в отличие от D. gonocephala, где оба яйцевода открываются раздельно справа и слева в общий атрий, точнее в вагину. Кроме того, у Окугавы имеется та оговорка, что некоторые японские зоологи не считают японскую форму D. gonocephala идентичной с европейской по признакам физиологического или экспериментально-экологического характера. Но пока мы этой стороны вопроса касаться не можем и оставим его выяснение на будущее.

Таким образом, по-видимому, D. bonocephala, расселяясь по горным системам Альпийской складчатости, не заходит на восток далее хребта Кугитанг-Тау, идущего в меридиональном направлении и являющегося, вероятно, естественной границей, отделяющей на востоке средиземноморскую подобласть от центральноазиатской.

По ту сторону Кугитанг-Тау картина резко меняется. Уже на восточных склонах его, по данным Н. А. Ливанова (1951), встречаются многоглазые виды планариид Seidlia (H. Sab.) и Polycelidia (N. Liy. и Z. Sab.). Форм, родственных D. gonocephala, нет. Представители семейства Dendrocoelidae выпадают совершенно[2]. Вместо довольно большого разнообразия бросается в глаза бедность видового состава. Европейская фауна сменяется центральноазиатской. Вступает в силу центральноазиатский очаг видообразования.

Фауна центральноазиатской подобласти, как указывает В. Н. Беклемишев (1937), известна до сих пор лишь отрывочно.

В 1911 г. из бассейна Голубой реки (Тибет) И. П. Забусов описывает Polycelidia (syn. Sorocelis) koslowi. В это же время Мейкснер и Мут (A. Meixner und A. Muth, 1911), обрабатывавшие материалы экспедиции Стюарта в Тибет, сообщают о многоглазых планариях, которых они по внешнему виду отнесли к роду Sorocelis. Более точно эти планарии из-за отсутствия полового аппарата определены не были. Много позже Гаймен (L. H. Hyman, 1934) описывает из материалов экспедиции в Кашмир и Индийский Тибет Polycelidia (syn. Polycelis) tibetica Hym. В 1912 г. Мут (A. Muth) из р. Нарын (бассейн Аральского моря) описал Polycelidia (syn. Sorocelis) eburnea. Зейдль (H. Seidl, 1911) находит в окрестностях озер Балхаш и Иссык-Куль четыре новых вида рода Seidlia (syn. Sorocelis): S. gracilis, S. stummeri, S. lactea, S. sabussowi.

В 1936 г. Кенк (R. Kenk), просматривая сборы К. Бродского в Центральном Тянь-Шане и системе Алая и сравнивая свои результаты с оригинальными препаратами Зейдля, приходит к выводу о необходимости свести четыре вида, описанные последним, в один — S. (syn. Polycelis) sabussowi Seidl., как наиболее соответствующий нормальному состоянию животного, тогда как прочие описаны по аберрантным особям. Кроме этих находок, Н. А. Ливанов и З. И. Забусова в 1940 г. описывают из речек системы Телецкого озера Polycelidia receptagulosa N. Liv. и Z. Sab., а З. И. Забусова-Жданова в 1947 г. из окрестностей Алма-Аты — новый вид Seidlia alma-atina, указывая на его несомненную близость к S. sabussowi.

Нами были обработаны сборы планарий из Таджикистана (западные отроги Памира), сделанные сотрудниками Зоологического института АН СССР В. Н. Жадиным и С. Г. Лепневой в 1944—1945 гг. На основании морфологического изучения главным образом полового аппарата этих планарий и сравнения полученных нами данных с имеющимися в литературе описаниями и рисунками, мы пришли к следующим выводам:

1. Все кажущееся многообразие видов планарий в горных ручьях и речках Центральноазиатской подобласти может быть сведено в два рода, относящиеся к семейству Planariidae, подсемейству Polycelina: род Seidlia (H. Sab), имеющий в качестве отличительного признака сильно развитую кольцевую мускулатуру на суженной задней части мужского атрия, и род Polycelidia N. Liv. и Z. Sab.

2. К роду Polycelidia относятся два вида: P. koslowi (H. Sab.), широко распространенный по всей Центральной Азии, и Polycelidia receptaculosa Liv. и Z. Sab., пока известный только в бассейне Телецкого озера. Обширный ареал распространения вида P. koslowi привел к большой изменчивости его и распадению на географические подвиды. Другими словами, этот вид является политипическим. Формами этого вида являются P. koslowi koslowi, описанный впервые И. П. Забусовым с высоких нагорий Тибета из бассейна Голубой реки, P. koslowi tibetica, описанный Гаймен из Кашмира и Индийского Тибета, и P. koslowi eburnea, впервые описанный Мутом из бассейна Аральского моря и найденный нами в Таджикистане.

3. Мы присоединяемся к мнению Кенка о сведении всех видов, описанных Зейд-

---

[2] Исключение составляет находка Н. А. Ливановым и З. И. Забусовой (1940) в Телецком озере 1 экз. белой безглазой планарии, которая по расположению глоточной мускулатуры относится к семейству Dendrocoelidae, но вследствие отсутствия полового аппарата не могла быть определена точнее.

лем, в один вид S. sabussowi, так как имевшийся в нашем распоряжении таджикистанский материал подтверждает этот взгляд. А вид Salma-atina, как указывается в нашей статье «Планарии Средней Азии» (Порфирьева, 1960), считаем возможным рассматривать как подвид S. sabussowi alma-atina.

Таким образом, Seidlia, наряду с Polycelidia, являются широко распространенными формами триклад Центральной Азии.

Отсюда род Seidlia распространился далее на восток и северо-восток, доходя до Тихого океана. Представители этого рода S. schmidti описаны из залива Счастья (Забусова-Жданова, 1960), с Камчатки (Забусов, 1916; Забусова, 1929, 1936) и с Японских островов (Иджима и Кабураки, 1916). Близость S. schmidti к центральноазиатским представителям рода Seldlia отмечалась неднократно (Забусова, 1929, 1936) и, по-видимому, может указывать на связь фауны планарий Дальнего Востока, Камчатки и Японских о-вов друг с другом и с центральноазиатским центром видообразования.

Фауна планарий Центральноазиатской подобласти распространяется лишь по горным массивам центральной, восточной и северо-восточной Азии и не заходит в пределы Западной Сибири. Только P. receptaculosa, обитающая в речках бассейна Телецкого озера, является продвинувшимся на север компонентом Центральноазиатской подобласти, свойственным Алтаю.

С запада в Сибирь заходит многоглазая Ijimia tenuis, форма несомненно европейского происхождения, не связанная в своем распространении с наличием гор. Широко расселились по Сибири двуглазые Fonticola, Penecurva и другие виды, хотя и относящиеся к семейству Planariidae, но совершенно иные, чем в Центральноазиатской подобласти, и связанные с европейской фауной.

На этом фоне резко выделяются планарии Байкала и Нижней Ангары, состоящие сплошь из представителей семейства Dendrocoelidae. Но этого вопроса мы сейчас не касаемся и отсылаем к уже имеющимся работам. Дендроцелидные элементы этой фауны распространяются в известной мере на запад, заходя в Европу (Bdellocephala punctata и B. schreider), и на восток, соединяясь там с центральноазиатским выходцами, достигая в Японии Сунгарского пролива.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н., 1937. Класс ресничных червей (Turbellaria), Руководство по зоологии, т. 1, М.

Забусов И. П., 1911. Исследования по морфологии и систематике планарий озера Байкала. 1. Род Sorocelis Grube, Тр. Казанск. о-ва естествоиспыт., т. 43, вып. 4.— 1916. Rjabuschinskya Schmidti n. g. n. sp., новый вид и род Tricladida paludicola из Камчатки, Русск. зоол. ж., т. I.

Забусова З. И., 1929. Die Turbellarien der Kamtschatka Halbinsel, Zool. Jahrb., Abt. Syst., 57.—1936. Планарии Камчатки, Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, т. 96, кн. 7.

Забусова-Жданова З. И., 1947. Новые данные по среднеазиатским планариям, Тр. О-ва естествоиспыт. Казанск. гос. ун-та, т. 57, вып. 3—4.—1960. Планарии Дальнего Востока, там же, т. 63.

Ливанов Н. А., 1951. Планарии Копет-Дага и близкие виды Крыма, Кавказа и Закавказья, Тр. Мургабск. гидробиол. ст., вып. 1.

Ливанов Н. А. и Забусова З. И., 1940. Планарии бассейна Телецкого озера и новые данные о некоторых других сибирских видах, Тр. О-ва естествоиспыт. Казанск. гос. ун-та, т. 56, вып. 3—4.

Порфирьева Н. А., 1959. Планарии Кавказа, там же, т. 62.—1960. Планарии Средней Азии, там же, т. 63.

Arndt W., 1918. Zur Kenntnis der Verbreitung von Planaria alpina Dana, Zool. Anz., 50.— 1926. Zur Kenntnis der Süsswasser und Landfauna der Gouvernements Orenburg und Jenisseisk so wie des Wladiwostokes Gebiets. S.-B. Ges. Naturf. Fr. Berlin.

Beauchamp, de P., 1958. Phagocata armeniaca (Komarek), Triclade Paludicole (récoltes du Dr. K. Lindberg en Anatolie), Kungl. Fysiogr. Sällsk. i Lund Förhandl., Bd. 28, N 2.

Hyman L. H., 1934. Report on Triclad turbellaria from Indian Tibet, Mem. Conn. Acad., vol. X, Art II.

Ijima J. und Kaburaki T., 1916. Preliminary Description of Some Japanese Triclads, Ann. Japan, т. 9.

Kenk R., 1936. Bemerkung zur Tricladenfauna Turkestans, Zool. Inst. Univ. Ljubljana, Zool. Anz., 115 Bd.

Meixner A. und Muth A., 1911. Report on a Collection of Turbellaria Made by Capt. F. H. Stewart, in Tibet, Rec. Ind. Museum, vol. VI, pt. II, № 7.

Muth A., 1912. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Sorecelis Grube, Mitt, naturw. Ver. Steiermark. T. 48.

Okugawa K. I., 1953. A Monograph of Turbellaria (Acoela, Rhabdocoela, Alloeocoela and Tricladida) of Japan and its Adjacent Regions, Kyoto Gakugei Univ., Ser B, № 3.

Okugawa K. I. and Kawakatsu M., 1956. Studies on the Fission of Japanese Fresh-Water Planaria Dugesia gonocephala (Duges), Bull. Kioto Gakugei Univ., Ser. B., № 8.

Seidl H., 1911. Beiträge zur Kenntnis central-asiatischen Tricladen, Z. wiss. Zool., 98.

ON ZOOGEOGRAPHY OF PLANARIA IN THE USSR

N. A. PORFIRIEVA

Department of Invertebrate Zoology, State University of Kazan

Summary

A comparative essay of the fauna of planaria inhabiting the Caucasus and Central Asia is presented in the paper. It is confirmed that planaria of the Caucasus are included in the continuous chain with the planarian fauna of the Alpinian folding the centre of speciation of which lies in Western Europe. The mountain ridge Kugitang-Tau is the eastern border of this fauna.

Planaria of Central Asia belong to the central-asiatic focus of speciation and are characterized by multi-eyed representatives of the genera Seidlia and Polycelidia. Eastward this fauna reaches the Pacific, embracing Kamchatka in the north-east and extending to the Japan isles.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДИАПТОМИД (COPEPODA, CALANOIDA) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Л. М. МАЛОВИЦКАЯ

Институт биологии водохранилищ Академии наук СССР (почтовое отделение Борок Некоузского района Ярославской области)

Диаптомиды составляют постоянную, а часто преобладающую часть зоопланктона всех крупных озер и водохранилищ средней полосы СССР. Однако экология и биология этой группы рачков еще очень слабо изучена. В частности, плохо выяснены закономерности горизонтального и вертикального распределения их в водоеме.

В настоящей статье мы попытаемся дать картину распределения в Рыбинском водохранилище двух видов диаптомид: Eudiaptomus gracilis (Sars) и E. graciloides (Lill.).

При наличии ряда работ по вертикальному и горизонтальному распределению диаптомид (особенно Eugdiaptomus graciloides) в озерах (Боруцкий, 1950 и др.) о закономерности распределения этих двух видов в водохранилище известно очень мало.

С целью выяснения этого вопроса в 1958 г. были проведены три планктонных съемки — в мае, июле и октябре. Сетка станций охватывала все районы водохранилища — как открытые участки, так и прибрежье и устья рек. Для учета факторов среды на этих же станциях измеряли температуру, прозрачность, направление ветра, волнение, а также производили химический анализ воды[1] (цветность, pH, CO_2, O_2, окисляемость).

Рис. 1. Горизонтальное распределение диаптомид в мае 1958 г.

[1] Химический анализ воды произведен З. А. Запеваловой.

Для работы применяли весной сеть Джеди (газ № 61), летом и осенью — большой планктоночерпатель Богорова емкостью 50 *л* (газ № 61). Сбор и обработку материала производили по обычной гидробиологической методике. Биомассу рассчитывали по таблицам индивидуальных весов Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1954). Рейсы были кратковременные (весной 10 дней, летом и осенью по 7 дней) и проходили в основном в условиях тихой погоды.

Eudiaptomus gracilis и E. graciloides — характерные формы пелагического планктона. В Рыбинском водохранилище они населяют его открытые части, но встречаются и в прибрежье, однако в меньших количествах (Мордухай-Болтовская, 1956).

Распределение диаптомид в водохранилище изменяется по сезонам.

Весна (рейс 27 мая — 5 июня). Распределение диаптомид весной дает ясную картину приуроченности их к отрогам, заливам и прибрежным районам. Мы находим их в верхних участках Моложского и Шекснинского плесов, в Волжском и Южно-Шекснинском плесе, а также в устьях рек Ухры, Согожи, Маткомы (рис. 1).

Основную массу диаптомид составляют их науплиальные стадии со средней для всего водохранилища численностью 363 экз./$м^3$ и средней биомассой — 2 *мг*/$м^3$. Случаи максимальной численности: 2,5 тыс./$м^3$ в районе Шуморовского о-ва, 2 тыс/$м^3$ в Южно-Шекснинском заливе и 1,5 тыс/$м^3$ в районе Гаютино у р. Маткомы. Численность взрослых особей не превышала 60 экз./$м^3$. Судя по тому, что все найденные взрослые особи относятся к виду E. graciloides, можно думать, что и науплиусы также относятся к этому виду. Вероятно, это науплиусы, вышедшие из яиц, отложенных зимой, и из покоящихся яиц (E. graciloides, помимо обыкновенных яиц, образует еще и покоящиеся яйца).

Рис. 2. Изотермы в поверхностном слое воды в мае 1958 г.

Такое распределение рачков явно связано с резко выраженной в мае горизонтальной гетеротермией, которая в свою очередь является следствием неравномерного освобождения ото льда отдельных участков водохранилища (Курдина, 1958). В мае температура воды в Моложском плесе была от 14 до 16°, в Шекснинском — 13,8—17,6°, тогда как в Центральном — от 9,2 до 13°, исключая прибрежные участки, где температура доходила до 15°. Известно, что при повышении температуры размножение и развитие значительно ускоряются. Из сопоставления рис. 1 и 2 видно, что в районах с холодными массами воды диаптомиды отсутствуют и участки максимальной численности рачков характеризуются наибольшей прогреваемостью. Это устья рек, заливы и прибрежье с незначительными глубинами. По-видимому, эти районы отличаются также наиболее благоприятными условиями питания фильтраторов вследствие притока органических веществ и биогенов с береговым стоком. Как указывает М. И. Новожилова (1958), за счет этих органических веществ в предустьевых участках водохранилища раньше, чем в его центральном плесе, наблюдается увеличение численности бактерий. Кроме того, весной в отрогах раньше, чем в центральной части, начинают развиваться диатомовые водоросли (Гусева, 1956), а последние, как показано Фрайером (B. G. Fryer, 1954), служат пищей исследуемых видов рачков.

Лето (рейс 7—13 июля). Летом, когда температурная разница между периферическими и центральными плесами сглаживается и температура держится везде примерно между 16 и 17°, распределение диаптомид становится более равномерным (рис. 3).

Общее количество их значительно увеличивается также за счет появления E. gracilis и его науплиальных стадий. Наблюдается интенсивное размножение, о чем свидетельствует высокое отношение личиночных стадий ко взрослым, составляющее у E. gracilis 6 : 1, а у E. graciloides 20 : 1. В планктоне среди самок преобладают яйценосные. Численность рачков составляет в среднем 8 тыс./$м^3$, а местами достигает 21 тыс./$м^3$. Средняя биомасса составляет 56 *мг*/$м^3$, максимальная достигает 148 *мг*/$м^3$.

E. gracilis и E. graciloides распространены по всему водохранилищу, но некоторое увеличение численности их наблюдается в центральном плесе, особенно в его юго-восточной части. Возможно, это объясняется тем, что в Центральном плесе существует небольшое течение, которое направлено к юго-востоку в сторону ГЭС (Кренке, 1958). Этим течением планктон может сноситься в юго-восточную часть водохранилища.

Осень (рейс 7—14 октября). Осенью температура была сильно понижена и составляла 7—9°. Общая численность и биомасса диаптомид снижается и распределение их в водохранилище вновь становится более неравномерным. Их количество явно больше в Моложском плесе и юго-западной части водохранилища, включая и Волжский плес (рис. 4). В Моложском, Волжском и Центральном плесах численность в среднем от 1331 до 1790 экз/$м^3$ с биомассой 29—35 $мг/м^3$, тогда как в Шекснинском и Южно-Шекснинском — 350—769 экз./$м^3$ при биомассе 18 $мг/м^3$.

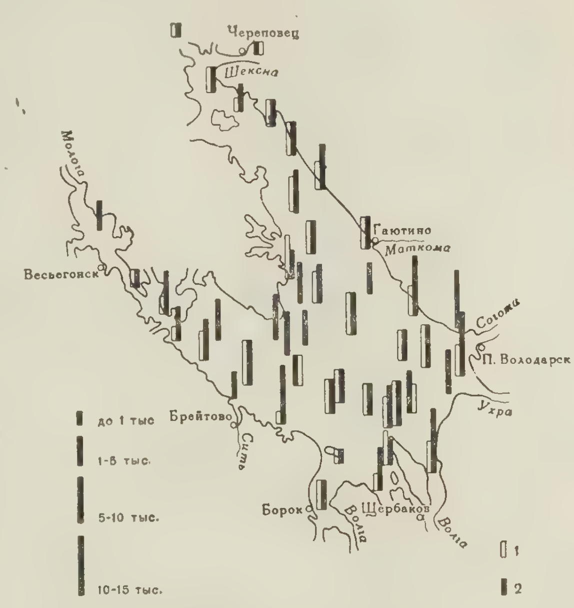


Рис. 3. Горизонтальное распределение диаптомид в июле 1958 г.

1 — Eudiaptomus gracilis, *2* — E. graciloides

Максимальная численность — 3600 экз/$м^3$, максимальная биомасса — 183 $мг/м^3$. В основном это половозрелые особи и только что вылупившиеся науплиусы, копеподитов мало. Размножение ослабевает, как можно заключить по отношению личиночных стадий ко взрослым, составляющему у E. gracilis 2 : 1, у E. graciloides 1 : 1,2.

Октябрь 1958 г. характеризовался отсутствием сильных ветров и штормов. В связи с этим в Центральном плесе образовались сплошные пленки синезеленых водорослей, которые слабыми ветрами NS и SW направления сгонялись в восточную часть водохранилища. Учитывая возможность отрицательного влияния подобного скопления фитопланктона на фильтраторов, мы думаем, что этим объясняется то, что в восточной части водохранилища количество диаптомид было пониженным, как видно из рис. 4.

Н. М. Воронина (1957) отмечает, что в водоеме происходит вытеснение E. graciloides видом E. gracilis. По ее данным, в 1952 г. в Моложском плесе преобладал E. graciloides, а в Шекснинском — E. gracilis, в 1953 г. наблюдалось значительное развитие и широкое распространение последнего вида и по Моложскому плесу. По нашим наблюдениям по всему водохранилищу в 1958 г. преобладал E. graciloides, как видно из таблицы.

Численность диаптомид по отдельным плесам (средняя в экз.$м^3$)

Численность	Моложский плес		Шекснинский плес		Центральный плес		Волжский плес		Общее по всему водохранилищу	
	E. gracilis	E. graciloides	E. gracilis	E. graciloides	E. gracilis	E. graciloides	E. gracilis	E. graciloides	E. gracilis	E. graciloides
Июль	38	208	72	199	127	277	170	191	102	218
Октябрь	35	434	137	261	178	292	21	270	93	314

В. М. Рылов (1930) указывает, что E. gracilis и E. graciloides викарны относительно друг друга и совместно встречаются редко. В Рыбинском же водохранилище эти рачки почти всюду встречаются вместе. Правда, E. gracilis вообще менее многочисленен и, как видно из рис. 3 и 4, есть участки, где он вовсе отсутствует.

Как выяснилось из наших наблюдений, в таком обширном мелководном водохранилище, как Рыбинское, воды которого подвергаются интенсивному перемешиванию в горизонтальном и вертикальном направлениях, прозрачность, а также химические факторы среды — O_2, CO_2, pH, окисляемость — не оказывают существенного влияния на распределение диаптомид. По крайней мере распределение последних не стоит в связи с распределением этих элементов. По-видимому, можно отметить только связь с гуминовыми веществами. По В. М. Рылову, E. gracilis не переносит воды, богатые гуминовыми веществами, тогда как E. graciloides может жить и в дистрофных водоемах. В Рыбинском водохранилище E. gracilis в местах расположения торфяных сплавин отсутствовал и в июле, и в октябре, в то время как E. graciloides на этих же участках встречался в значительных количествах (район Бабинских о-вов и район Центрального мыса). По данным М. А. Фортунатова (1959), эти районы отличаются повышенной цветностью, как известно, свидетельствующей о повышенном количестве гуминовых соединений. В еще большей мере это относится к верховьям плесов и к рекам — Шексне, Суде и Мологе, где количество диаптомид постоянно меньше, чем в собственно водохранилище, или они там вовсе отсутствуют. Это указывает на то, что реки едва ли играют существенную роль как источник диаптомид для Рыбинского водохранилища. Помимо предполагаемого действия гуминовых веществ, возможно, в районах торфяных сплавин отрицательное влияние на рачков фильтраторов могут оказывать взвеси, количество которых здесь также повышено.

Рис. 4. Горизонтальное распределение диаптомид в октябре 1958 г.

1 — E. gracilis, *2* — E. graciloides

ЛИТЕРАТУРА

Боруцкий Е. В., 1950. Сезонное вертикальное распределение планктоннных Copepoda в толще водной массы Белого озера в Косине по отдельным стадиям развития, Зоол. ж., т. XXIX, вып. 2.

Воронина Н. М., 1957. К вопросу о годовых изменениях зоопланктона в Рыбинском водохранилище, Тр. Всес. гидробиол. о-ва, т. VIII.

Гусева К. А., 1956. Фитопланктон Рыбинского водохранилища, Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2.

Курдина Т. Н., 1958. Температура воды в Рыбинском водохранилище и ее динамика, там же, вып. 3.

Кренке А. Н., 1958. Материалы по течениям Рыбинского водохранилища, там же, вып. 3.

Мордухай-Болтовской Ф. Д., 1954. Материалы по среднему весу донных беспозвоночных бассейна Дона, Тр. проблемн. и тематич. совещ. Зоол. ин-та АН СССР, вып. 2.

Мордухай-Болтовская Э. Д., 1956. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища, Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2.

Новожилова М. И., 1958. Бактериальное население водной толщи Рыбинского водохранилища, там же, вып. 3.

Рылов В. М., 1930. Определитель организмов пресных вод СССР, вып. 1.

Фортунатов М. А., 1959. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатели его режима, Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, вып. 5.

Fryer B. G., 1954. Contributions to Freshwater Copepoda, Sweiz. L. Hydrol., Bd. 16, No 1.

DISTRIBUTION OF DIAPTOMIDS (COPEPODA, CALANOIDA) IN THE RYBINSK WATER RESERVOIR

L. M. MALOVITSKAYA

Reservoir Biology Institute, Academy of Sciences of the USSR (Post office Borok, Nekouzsk district, Yaroslavl region)

Summary

Eudiaptomus graciloides and E. gracilis (Diaptomidae) are dwelling in the Rybinsk water reservoir. A few Diaptomids are met with in spring. In summer their number considerably increases, decreasing again in autumn. A decrease of Diaptomid number is also observed in the areas with flowering blue-green algae (in autumn); this is especially true for D. gracilis.

О ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ В ВОДЕ УДЛИНЕННОГО КЛЕЩА (TYROPHAGUS NOXIUS A. ZACHV.)

Д. В. СЕВАСТЬЯНОВ

Кафедра зоологии беспозвоночных Одесского государственного университета

Согласно данным О. В. Козулиной (1940) и З. М. Родионова (1940), яйца опаснейшего вредителя зерна и продуктов его переработки — удлиненного клеща (Tyrophagus noxius A. Zachv.) нормально развиваются в воде и дают личинок Половозрелые клещи также могут жить в воде в течение нескольких дней.

Мы попытались уточнить данные о сроках жизни в воде имагиальной стадии удлиненного клеща, а также выяснить возможность превращения личинок в воде в нимф, а затем и в половозрелых особей.

Клещей помещали в стеклянные бюксы и заливали 20—25 *см*³ воды. Наблюдения за клещами, находившимися как на поверхности воды, так и на дне сосудов проводились под бинокуляром МБС-1.

Откладка яиц самками клещей продолжалась в течение 2—3 дней после помещения их в воду. Пребывание яиц в воде не отражалось на сроках выхода из них личинок, которые появлялись, как и при нормальных условиях развития, на 6—7-й день после откладки яиц. Наблюдалось стремление личинок к прикреплению к какому-либо субстрату: к оболочке яиц, к обрывкам волос, к трупам клещей, а также к живым клещам при наличии их на дне бюксов.

Мы не наблюдали ни одного случая превращения личинок в протонимф. Продолжительность жизни личинок в воде увеличивалась до 25—30 дней (против 6—7 дней личиночной жизни в нормальных условиях), затем личинки погибали. Не превращались в нимф также личинки, вышедшие из яиц, прикрепленных к плавающим на поверхности воды самкам. Гибель первой самки мы наблюдали на 20—25-й, гибель последней самки на 35—40-й день после начала опытов. Клещи, находившиеся на дне сосудов, имели всегда бóльшую продолжительность жизни, чем особи, плавающие на поверхности воды.

При помещении клещей в жидкость вместе с пищевым субстратом (свиной жир, покрытый грибковой растительностью, гниющее зерно и т. д.) продолжительность жизни клещей возрастала до 80—90 дней. В одном из вариантов опытов клещи на дне сосудов жили с 13 марта до 1 июля 1959 г., т. е. 110 дней. Максимальная продолжительность жизни клещей на поверхности воды составляла 40 дней.

Мы переносили клещей, пробывших в воде на пищевом субстрате 40 и 90 дней, снова в те же условия, в которых они находились до помещения в воду. На 2—3-й день мы наблюдали копуляцию клещей, затем откладку самками яиц. Вышедшие из яиц личинки через 6—7 дней превращались в протонимф и примерно через месяц после откладки яиц уже можно было наблюдать копуляцию нового поколения клещей.

Таким образом, можно предполагать, что при затоплении мест обитания удлиненных клещей в первую очередь погибают личинки и нимфы. Гибель половозрелых клещей происходит весьма медленно и отдельные экземпляры их могут оставаться живыми под водой до 3 мес. По высыхании почвы эти особи снова начинают размножаться.

ЛИТЕРАТУРА

Козулина О. В., 1940. Влияние влажности и температуры на развитие яиц хлебных клещей, Уч. зап. Моск. гос. ун-та, Зоол., вып. 42.

Родионов З. С., 1940. Условия массового развития хлебных клещей, Уч. зап. Моск. гос. ун-та, Зоол., вып. 42.

ON THE LONGEVITY OF TYROPHAGUS NOXIUS A. ZACHV. IN WATER

V. D. SEVASTIANOV

Department of Invertebrate Zoology, Odessa State University

Summary

The eggs of Tyrophagus noxius normally develop in water and give larvae which perish after 20—25 days without transformation in protonymphs. Mature mites dwell up to 40 days on the water surface, while being immerged into water, in the presence of food, they survive for up to 100 days. When being placed under optimal conditions they again undergo reproduction.

НАХОДКА LEPTOPSYLLA SICISTAE TIFL. ET KOLP., 1936 (APHANIPTERA) В ВОСТОЧНОМ САЛАИРЕ

Н. И. ИГОЛКИН

Томский научно-исследовательский институт вакцин и сывороток

В 1957 г. при зоопаразитологическом обследовании Восточной части Салаирского кряжа впервые в Западной Сибири была обнаружена Leptopsylla sicistae. Сбор материала проводился в окрестностях пос. Токовая в 25—30 *км* к югу от г. Гурьевска в горно-таежной местности. Здесь много мелких млекопитающих, главным образом рыжих лесных полевок и бурозубок. С мая по август было отловлено 1529 экз. мелких млекопитающих, но L. sicistae обнаружена только на лесной мышовке — Sicista betulina Pall. Всего было осмотрено 49 экз. лесных мышовок. Блохи обнаружены лишь на 18 экз. в количестве 35 шт., в том числе по видам: Ceratophyllus rectangulatus Wahlgren — 1 ♀. Ctenophthalmus assimilis Tasch. — 1 ♀, Leptopsylla sicistae Tifl. et Kolp. — ♀♀ и 10 ♂♂, Neopsylla mana Wagn. — 2 ♀♀, Palaeopsylla sorecis Wagn. — 2 ♀♀ и 6 ♂♂.

Определение блох проверено О. И. Скалон, за что пользуюсь случаем выразить ей глубокую благодарность. Обнаружение L. sicistae в Восточном Салаире на лесных мышовках подтверждает специфичность этой блохи для мышовок и указывает на более широкое распространение блох этого вида, включая и горно-таежную зону Западной Сибири.

A FINDING OF LEPTOPSYLLA SICISTAE TIFL. ET KOLP., 1936 (APHANIPTERA) IN EAST SALAIR

N. I. IGOLKIN

Tomsk Research Institute of Vaccines and Sera

Summary

A specific flea species, L. sicistae Tifl. et Kolp., 1936 was found in 1957 in East Salair, 25—30 *km* southward from the town of Guryevsk, on Sicista betulina Pall. This finding shows a wider range of this species than it was supposed before.

О СРОКАХ СМЕНЫ ЗУБОВ У АТЛАНТИЧЕСКИХ ЗУБАТОК (ANARHICHADIDAE)

В. В. БАРСУКОВ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Зубатки, в отличие от многих других рыб, меняют все зубы одновременно (Lühmann, 1951, 1954; Барсуков, 1954). Смена зубов происходит ежегодно и приурочена к определенному сезону. Закладки замещающих зубов внедряются в костную ткань слившихся цоколей старых зубов и развиваются там в течение большей части года. По мере роста закладок ткань цоколей разрушается. Наконец, старые зубы, а следом за ними

и остатки цоколей сбрасываются, после чего закладки новых зубов быстро подрастают в высоту; одновременно образуются новые цоколи. Весь цикл можно разбить на четыре основных стадии, из которых первые три объединяются под общим названием «смена зубов» (табл. 1).

Таблица 1

Стадии развития зубов

№ стадии	Название стадии	Признаки, характеризующие стадию	
		без удаления мягких тканей	с удалением мягких тканей
1	Сбрасывание зубов	Зубы легко выпадают; вершины зубов обычно стерты *, иногда очень сильно	Закладки новых зубов защищены остатками старых цоколей или последние уже сброшены. Новые цоколи еще незаметны
2	Образование цоколей	Зубы шатаются, их легко можно вырвать. Вершины зубов блестящие, не стертые	Видны новые цоколи различной высоты — рыхлые, неокостеневшие, как и основания самих зубов
3	Окостенение цоколей	Зубы слегка шатаются или сидят довольно крепко. Вершины зубов блестящие, не стертые или начинают слегка стираться	Новые цоколи достигли окончательной высоты и в различной степени окостенели. К концу стадии появляются углубления для закладок замещающих зубов
4	Развитие закладок	Зубы сидят крепко, вершины их в той или иной степени стерты	Внутри цоколей видны закладки новых зубов различной величины

* У A. latifrons стертость зубов сильно варьирует и иногда не наблюдается в течение всего цикла.

У Anarhichas lupus первые три стадии длятся 2—3 мес., а четвертая — 9—10 мес. (Lühmann, 1954). Во время смены зубов, точнее — в самом конце четвертой стадии, в течение первых двух стадий и в начале третьей зубатки обычно не питаются; питание организмами с прочным панцирем, весьма характерное для зубаток, при этом всегда прекращается[1] (у A. lupus данный период занимает 6—7 недель — Lühmann, 1954). Отсюда понятно значение наблюдений над сроками смены зубов, установленными пока что лишь приблизительно. В надежде, что это послужит началом для надлежащей разработки указанного вопроса, ниже приводятся наблюдения над состоянием зубов у зубаток, выловленных в марте 1959 г. на банке Копытова и в прилежащих районах Баренцева моря, а также на Кильдинской банке (A. lupus) во время XII рейса экспедиционного судна «Севастополь». Оказалось, что у всех видов зубаток в это время наблюдалась смена зубов, за исключением немногих экземпляров A. latifrons, у большей части которых, впрочем, зубы были близки к смене (табл. 2).

Интересно, что особи A. latifrons, пойманные в районах с придонной температурой выше 3°, меняли зубы в общем позднее, чем в районах с более низкой температурой[2]. То же самое наблюдалось и у A. minor: все экземпляры данного вида со сбрасывающимися зубами или образующимися новыми цоколями выловлены лишь в райо-

[1] У зубаток, исследованных автором в марте 1959 г., при указанном состоянии зубов пища в кишечниках отсутствовала, за исключением двух особей A. minor (зубы сбрасываются; в кишечниках — аргентина и морской окунь, захваченные, по-видимому, в трале: у Sebastes mentella желудок вывернут) и двух особей A. latifrons (новые цоколи уже значительно окрепли; в кишечниках — гребневики). Сходное явление наблюдалось и ранее (Барсуков, 1954). У всех сеголеток A. lupus и A. minor из сборов Полярного института морского рыбного хозяйства и океанографии при таком же состоянии зубов, по данным И. Я. Пономаренко (Бараненкова и др., 1960), кишечники были пустыми.

[2] В районах с высокой природной температурой выловлены также 2 экз. A. latifrons (длиной 101 и 104 *см*) с нарушенной одновременностью в смене зубов: у этих особей некоторые старые зубы еще не выпали, часть новых сидела на очень низких цоколях, тогда как у остальных зубов цоколи успели не только окончательно подрасти, но и окрепнуть. По степени изменений в строении зубной системы, связанных с переходом к питанию организмами с прочным панцирем (Барсуков, 1959), обе эти особи мало отличались от зубаток того же вида значительно меньших размеров (70—80 *см*).

Таблица 2

Состояние зубов у зубаток, выловленных 9—30 марта 1959 г.

Виды зубаток	Длина особей в *см*	Число особей, у которых отмечено			
		развитие закладок	сбрасывание зубов	образование цоколей	окостенение цоколей
Anarhichas lupus	30—84	—	1	2	7
A. minor	41—119	—	5	1	7
A. latifrons	67—132	9	5	9	33

нах с температурой более 4°; у всех зубаток, пойманных в районах с более низкой температурой, новые цоколи уже начали окостеневать. Не исключена возможность, что высокие температуры воды задерживают наступление смены зубов. Основная масса особей A. minor обитает восточнее или севернее исследованных районов, при температурах ниже 4° (Барсуков, 1957) и, по-видимому, меняет зубы раньше, чем в указанных районах. По устному сообщению Г. П. Низовцева, в восточных районах Баренцева моря (Гусиная банка, Канино-Колгуевское мелководье), у большинства особей A. minor в январе-феврале 1959 г. зубы шатались, а в марте сидели крепко. По-видимому, у A. minor зубы в общем меняются несколько раньше, чем у A. latifrons, но немного позже, чем у A. lupus: особи с уже появившимися углублениями для закладок зубов следующей генерации в марте 1959 г. встречались у A. lupus чаще, чем у A. minor. Таким образом, предположение о сдвиге смены зубов на более поздние сроки в ряду A. lupus — A. minor — A. latifrons остается пока что в силе; однако видовые различия оказываются не столь резкими, как это предполагалось ранее (Барсуков, 1954).

Среди сеголеток A. lupus (преобладающая длина 7—12 *см*), собранных сотрудниками Полярного института морского рыбного хозяйства и океанографии, особи с зубами, близкими к смене, выловлены в ноябре (Рыбачья и Кильдинская банки, 1957 г., 18 экз), с образующимися цоколями — в декабре-январе (Кильдинская банка и Центральная возвышенность, 1954 и 1958 гг., 12 экз.) и даже еще раньше, в конце октября (западнее побережья Шпицбергена, 1950 г., 5 экз.); в феврале — апреле встречены лишь особи с окостеневающими цоколями (Кильдинская банка, Норвежский желоб, Рестбанка, Центральная возвышенность, 1952 г., 1955— 1957 гг., 42 экз.). Сеголетки, выловленные в одном и том же районе, по состоянию зубов отличались друг от друга очень мало. Среди сеголеток A. minor (длина 9—14 *см*), собранных в январе — марте (Центральная возвышенность, 1951, 1954, 1955, 1958 гг., 11 экз.), встречались лишь особи с образующимися или уже окостеневающими цоколями. Молодь указанных видов, а также и A. latifrons, возможно, меняет зубы в среднем немного раньше, чем более крупные особи. Половые различия в характере и сроках смены зубов не обнаружены.

У побережья Исландии смена зубов у A. lupus происходит в декабре — феврале, причем сбрасывание их заканчивается, очевидно, уже в январе (Lühmann, 1954, 1954a). Сходные сроки намечаются в Баренцевом море и прилежащих частях Норвежского и Гренландского морей, но колебания этих сроков гораздо значительнее: с октября по майиюнь (Lühmann, 1954) с максимумом, очевидно, в декабре-январе. Предположение Люмана о строгой связи смены зубов у A. lupus lupus с определенной фазой полового цикла, предшествующей нересту, не подтверждается: особь со сбрасывающимися зубами, выловленная на Кильдинской банке 30 марта 1959 г., оказалась самкой II—III стадии зрелости (длина 84 *см*) с диаметром икринок всего лишь до 2,05 *мм*, тогда как зрелые икринки у данного подвида имеют диаметр 5,5—7,0 *мм*. Остальные исследованные самки находились во II стадии зрелости. У взрослых A. lupus maris-albi смена зубов происходит не перед нерестом, а после него, на VI и VI—II стадиях зрелости (Барсуков, 1959).

Сроки смены зубов у каждого из видов зубаток, очевидно, зависят от гидрологических условий данного района и данного года. В Баренцевом море зубатки сбрасывают зубы, по-видимому, с октября по май (Барсуков, 1954; Lühmann, 1954a), большей же частью — с декабря по март (A. lupus — с декабря по январь, A. minor — с января по февраль, A. latifrons — с февраля по март). Все эти сроки намечены сугубо ориентировочно; для их уточнения необходимы более обширные наблюдения над состоянием зубов у зубаток. Прежде всего следует установить (или уточнить) продолжительность всего процесса смены зубов и его отдельных стадий, в зависимости от условий среды, особо для каждого из видов.

ЛИТЕРАТУРА

Бараненкова А. С., Барсуков В. В., Пономаренко И. Я., Сысоева Т. К., Хохлина Н. С., 1960. Морфологические особенности, распределение и питание молоди атлантических зубаток, Зоол. ж., т. XXXIX, вып. 8.

Барсуков В. В., 1954. О смене зубов у зубаток (Anarhichadidae), Докл. АН СССР, XCV, 4.—1957. Распределение зубаток в Баренцевом море, Вопр. ихтиол., 8.—1959. Семейство зубаток (Anarhichadidae). Фауна СССР, т. V, вып. 5.
Lühmann M., 1951. Gebiss und Zahnwechsel der Katfische, Verhandl. Anat. Ges. Ergänzungsheft zum 97 Bd. (1950).—1954. Die histogenetischen Grundlagen des periodischen Zahnwechsels der Katfische und Wasserkatzen, Z. Zellforsch., 40, 5.—1954a. Über intermediäre Formen zwischen Anarrhichas minor Olafs. und A. lupus L. (Teleostei), Ber. Dtsch. wiss. Kommiss. Meeresforsch., XIII, 4.

ON THE TIME OF TEETH CHANGING IN ATLANTIC ANARHICHADIDAE

V. V. BARSUKOV

Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences (Leningrad)

Summary

Shedding of old teeth in Anarhichadidae of the Barents Sea takes place from October to May, in A. lupus lupus, presumably, more often in December — January, in A. minor in January — February, while in A. latifrons in February — March.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗМЕЩЕНИЯ ГНЕЗД СОЙКИ

Ю. К. ЭЙГЕЛИС

Азербайджанская противочумная станция (Баку)

Сойка (Garrulus glandarius L.) — типичная открыто гнездящаяся птица. Однако фактов нахождения ее гнезд на территории СССР отмечено немного. Это объясняется скрытным образом жизни сойки, особенно в период размножения. Селится она преимущественно в нижних ярусах леса или в молодых древесных насаждениях. Тем не менее известны отдельные факты гнездования ее в дуплах. Сойка использует в этих случаях как открытые сверху неглубокие расселины в сломанных стволах (Шарлеман, 1915; Белопольский, 1950), так и настоящие дупла с небольшим летком (Derek, 1953; Tutt, 1953).

Материал был собран нами в Савальском лесхозе Воронежской обл. в 1952 и и 1954 гг. Всего нами найдено 107 гнезд этой птицы. Из них в молодом сосняке обнаружено 46, в липово-дубовом мелколесье — 20, в средневозрастной дубраве — 17, в старом сосняке с подлеском — 11, в старом сосняке без подлеска — семь, в старой заповедной дубраве — четыре, на вырубке, заросшей бузиной, два гнезда. Три из этих гнезд располагались в дуплах, одно — в полудупле и находились в старой заповедной дубраве.

В одном наиболее характерном случае сойка поселилась в дупле сломанного старого дуба на высоте 3 *м* (размеры летка 27×6 *см*, ширина дупла 14 *см*). Из-за ограниченности размеров дупла гнездо состояло из одной выстилки. Только по краям лотка лежало несколько веток. В гнезде находилось восемь птенцов. Никаких изменений в сроках пребывания выводка в гнезде и отклонений в темпах развития птенцов не наблюдалось.

В другом случае гнездо помещалось в дупле 25-метрового дуба. Диаметр ствола этого дерева равнялся 1 *м*, дупло находилось на высоте 2,5 *м*. Леток имел вид продольной щели величиной 75×15 *см*. Размеры дупла в поперечном сечении на уровне гнезда составляли 23×35 *см*. Гнездо размещалось на середине отверстия, ведущего в дупло, и прикреплялось краями к неровностям его боковых стенок. Сходным образом были укреплены еще два найденных нами гнезда (одно из них в полудупле).

Подобный характер размещения гнезд сойки определяется недостатком мест, пригодных для ее размножения в условиях старой дубравы. В описанных случаях в нижних ярусах леса отсутствовали необходимые для устройства гнезд сойки достаточно прочные опорные площадки. Кроме того, в дуплах кладки и птенцы этой птицы были значительно лучше укрыты от различных хищников. По тем же причинам сойки иногда не строят собственных гнезд, а селятся в старых или брошенных гнездах других птиц.

Нами, в частности, было отмечено в том же лесхозе использование сойками пустовавших гнезд сорок, располагавшихся в осиннике. При этом не удалось заметить, чтобы сойки как-либо реконструировали эти гнезда. Последние имели крышу, выстил-

ка лотка была типичная для сороки. К моменту нахождения этих гнезд в них уже были птенцы в возрасте 10—12 дней.

Приведенные данные показывают, что сойки более лабильны в выборе мест гнездования, чем это обычно считалось. Несомненно, что подобное явление в природе имеет широкое распространение. Подтверждением может служить указание Пихока (R. Piechocki, 1956) о переходе сойки в ряде стран Центральной Европы к жизни в городских условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Белопольский Л. О., 1950. Птицы Судзухинского заповедника (воробьиные и ракши), Сб. «Памяти академика П. П. Сушкина», Изд-во АН СССР.

Шарлеман Э. В., 1915. Наблюдения над птицами хвойных лесов окрестностей г. Киева, Птицеведение и птицеводство, вып. 2—3.

Derek G., 1953. Jays Nesting in Hollows in Trees, British Birds. vol. XLVI, № 3.

Piechocki R., 1956. Zur Verstädterung der Eishelhähers, Der Falce, Bd 3, № 1.

Tutt H. R., 1953. Notes on the Nesting of a Pair of Jays Inside a Hollow Tree, British Birds, vol. XLVI, № 3.

SOME PECULIARITIES OF NEST DISTRIBUTION OF GARRULUS GLANDARIUS L.

Yu. K. EIGELIS

Azerbaijan Anti-Plague Station (Baku)

Summary

Data are presented on cases of jay nesting in hollows and on their utilization of old magpie buildings as breeding sites.

УЧЕТ БОБРОВ ПОД АРХАНГЕЛЬСКОМ

В. Я. ПАРОВЩИКОВ

Архангельский областной краеведческий музей

При восстановлении речного бобра в Архангельской обл., естественно, одной из главных задач был учет как общего поголовья зверей по точкам выпуска, так и отдельно в каждом поселении.

В Слободском бобровом заказнике (станция Тунда Северной ж. д.), применяется весьма трудоемкий метод учета — путем сравнения многочисленных наблюдений за количеством бобров в каждом поселении. Такой учет возможен либо при небольшой численности поголовья, либо при большом числе наблюдателей. Результаты наблюдений сравнивались и сопоставлялись со следами деятельности, как-то ширина следов резцов на погрызах и размер следов лап. Таким образом, Б. Т. Семенов еще в 1941 г. установил два типа семей: 1) размножавшаяся летом семья, осенью состоящая из четырех (3,8) бобров — двух старых и двух (1,8) сеголеток; 2) семья, образованная отделившимися и живущими самостоятельно годовиками, обычно состоящая из двух бобров, реже — из трех или одиночек.

Однако эти цифры были верны только в первые 6—10 лет после выпуска. Начиная с 1947 г. в них пришлось внести поправку, так как средний состав бобровых семей значительно увеличился. Бобры, попав в новые условия обитания, стали нормально размножаться только по истечении 10—12 лет (иногда через 6—8 лет). Учеты, проведенные в 1945—1956 гг., дали возможность установить четыре типа семей: 1) семья из пяти-шести бобров (5,5—6,4), 2) из четырех бобров (среди них пара, приступившая к размножению первый раз), 3) два бобра (отделившиеся годовики) и 4) одиночки.

Табл. 1 дает представление о предварительном (перед выловом) учете бобровых семей, о количестве пойманных и оставшихся зверей летом 1948 г., табл. 2 — летом 1949 г.

Следует отметить, что номера поселений 1949 г. не совпадают с номерами 1948 г. Это происходит не потому, что на поселениях 1948 г. отлов умышленно не производился, а вследствие значительной гибели молодых бобрят в зиму 1948/49 г. в поселениях 1948 г., переселения старых и взрослых на другие участки или из-за того, что в указанных поселениях их осталось очень мало и производить отлов не имело смысла. Все это произошло потому, что охотники и работники заказника в 1948 г. не знали техни-

Таблица 1

Местонахождение и № поселения	Колич. зверей								
	перед выловом			выловлено			осталось		
	sen.	ad.	juv.	sen.	ad.	juv.	sen.	ad.	juv.
Р. Слобозерка, № 3	2	2	2	—	1	—	2	—	3
Р. Слобозерка, № 26	1	2	3	2	—	1	—	2	1
Р. Кехта, № 5	1	2	2	1	—	2	1	2	—
Р. Кехта, № 13	2	2	3	1	1	—	1	2	2—3
Р. Кехта, № 25	2	1	2	1	—	2	2	—	2
Р. Сеза, № 3	1	1—2	2	1	1	1	1	—	1
Р. Сеза, № 11	2	4	3	2	2	1	—	2	1

Таблица 2

Местонахождение и № поселения	Колич. зверей								
	перед выловом			выловлено			осталось		
	sen.	ad.	juv.	sen.	ad.	juv.	sen.	ad.	juv.
Р. Слобозерка, № 29	2	—	1—2	1	—	1	1	—	1—2
Р. Кехта, № 6	1	2	3	2	—	2	—	2	—
Р. Кехта, № 14	1	2—3	2—3	2	1	1	—	1	1
Р. Кехта, № 25	2	2	4	2	—	—	—	2	1
Р. Сеза, № 4	1	—	3	1	1	—	1	—	2
Р. Сеза, № 5	1	2—3	2—3	1	—	—	1	—	3
Р. Сеза, № 7	2	—	3	1	—	1	—	—	2
Р. Сеза, № 8	1	—	3	1	—	—	1	—	3

ку отлова и применяли варварский способ — раскапывали все норы подряд, вскрывали все ходы, обрушивали в воду вместе с растительностью значительные участки берега, спускали плотины и т. д.

Как в 1948, так и в 1949 гг. поймано по 11 самок и семи самцов.

Среди наших бобров имеются три цветовых вариации: бурая, темно-бурая и черная. Среди 36 пойманных бобров было бурых восемь, темно-бурых 11 и черных 17 (в том числе одна черно-серебристая самка весом 17 *кг*), больше всего черных особей поймано на р. Сезе, откуда звери расселяются по системе р. Обокши. Большое количество черных особей наблюдались здесь у нор.

Таким образом, под Архангельском на территории Слободского бобрового заказника популяция бобров только по истечении 10—15 лет после высадки приобрела нормальную структуру. Она состоит из старых зверей (16,5%), половозрелых от 3 лет (30,5%), двухгодовиков (14%), годовиков (14%) и сеголеток (25%).

В группе бобров 3 лет и старше ежегодно размножается от 30 до 60% всех самок, а среди двухлеток размножается лишь 10% самок. На одну родившую самку к моменту отлова в среднем приходилось по 2,5—2,7 бобренка; оставалось к весне следующего года в среднем 1,6—1,7 бобрят (отход 0,9—1).

Способ определения жилого поселения и установления среднего состава бобровых семей, предложенный В. К. Хлебовичем, при уточнении по следам деятельности — наиболее приемлемый метод учета этих животных и под Архангельском.

CENSUS TAKING OF BEAVERS NEAR THE TOWN OF ARCHANGELSK

V. Ya. PAROVSHCHIKOV

Archangelsk Regional Museum of the Local Lore

S u m m a r y

The average composition of beaver families by four types, sex ratio on the plots of trapping, colour variations is presented. The beavers dwelling near the town of Archangelsk reproduce slowly. 30—60% of three year old and elder females, and 10% of two year old females participate in the reproduction annually.

РАССЕЛЕНИЕ ВЫДРЫ (LUTRA LUTRA L.) В БАССЕЙНЕ РЕКИ БЫСТРОЙ СОСНЫ

Ф. Ф. РУДНЕВ

Примерно с 1946 г. в бассейне р. Быстрой Сосны (Западная часть Липецкой обл.) наблюдается появление редких для этих мест видов зверей — лосей, енотовидных собак и выдры. С. Н. Горбачев в 1925 г.[1] писал, что выдры в восточных частях Орловской губ., т. е. в системе Сосны нет, и она относится к исчезающим животным. Автор этой статьи зарегистрировал уже много случаев появления выдры в послевоенные годы не только в лесных западных районах Орловщины, но и в безлесных северных и центральных, как, например, Мценском (на Зуше), Ливенском, Русско-Бродском, Никольском и др. Об этом сообщает Я. Я. Цееб[2]. Наиболее достоверные и частые сведения имеются у автора по бассейну р. Быстрой Сосны (бывш. Елецкий уезд Орловской губ., а ныне западная часть Липецкой обл.).

За 10 лет по этому району зафиксировано свыше 60 случаев обнаружения выдры. Замечательно, что в восточной части Липецкой обл. в системе р. Воронежа, несмотря на благоприятные для выдры природные условия, сообщения о ней крайне скудны.

Присутствие выдры обнаружено на р. Быстрой Сосне, начиная от г. Ливны, до устья и ее притокам (Алыма, Чернава, Ясеньек, Варгола, Ельчик, Пальна). Особенно часто поступают сообщения о выдре на р. Ельчике под Ростовской Дачей (в 2 *км* от Ельца), у Лебедянского моста, у дер. Казинки под Ельцом и у с. Голиково на р. Быстрой Сосне. Видимо, эти места стали очагами расселения выдры в другие районы Елецкого края. Природные условия здесь вполне благоприятны для обитания и размножения данного вида. В этих местах много рыбы, встречаются водяные полевки; берега густо покрыты тальником и другими ивовыми. Много коряг, нор и подлазов.

Кроме рек, выдра обнаружена и в стороне от них в ряде больших новых прудов, как, например, в пруду Хомутовского леса (около ст. Казаки) и в богатом рыбой пруду у с. Телегино (Елецкий р-н). Таким образом, во время миграции выдра преодолевает небольшие водоразделы и не избегает даже больших населенных пунктов.

Самые вероятные пути миграции выдры с запада и северо-запада — из бассейна Оки и с востока — с Дона. Мы отмечаем четыре наиболее крупных очага ее расселения внутри ареала: 1) на Быстрой Сосне (у Лебедянского моста), 2) под дер. Казинка и 3) у с. Коликово. Два первых очага расположены вблизи г. Ельца. Четвертый очаг — участок долины Ельчика с берегами, поросшими кустами, у Ростовской Дачи (в 2 *км* от Ельца).

На изучаемой нами территории не подтверждается мнение, что расширение ареала выдры идет вместе с расширением ареала бобра. В этих местах появления бобров не наблюдалось, а в бассейне р. Воронежа, где идет довольно интенсивное расселение бобров по р. Воронежу и его притокам, выдры нет и она очень редка.

В пределах Елецкого края скорее можно подметить связь между расселением и обитанием выдры и водяной полевки (Arvicola terrestris Pall.), которая в этих местах распространена так же, как и выдра.

DISPERSAL OF THE OTTER (LUTRA LUTRA L.) IN THE BASIN OF THE RIVER BYSTRAJA SOSNA

F. F. RUDNEV

Summary

During recent years otter appeared in the basin of the river Bystraja Sosna, and the range of this animal began to widen. The otter came from the West (the basin of the Desna and upper Oka rivers) and from the North-East (the upper Don). Within the Sosna range four foci has been formed: on the river Bystraya Sosna, near the town of Elets, near the estuary of the river and on the river Elchik. In the sites mentioned there are thick coastal shrubberies and plenty of fish.

---

[1] С. Н. Горбачев, 1925. Позвоночные животные, Сб. «Природа Орловского края».

[2] Я. Я. Цееб, 1951. Животный мир Орловской области, Орел.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОЗДУХА НА АКТИВНОСТЬ ЛОСЕЙ ВО ВРЕМЯ ОСЕННЕ-ЗИМНЕЙ МИГРАЦИИ

Ю. П. ЯЗАН

Печоро-Илычский государственный заповедник (поселок Якша, Коми АССР)

Проводя отстрел лосей в опытном лосином охотничье-промысловом хозяйстве Печоро-Илычского заповедника, организованном на путях сезонных миграций лосей (Шубин и Язан, 1958), мы заметили, что лоси чувствительны к изменениям температуры воздуха и что в этой связи весьма резко изменяется их суточная активность. Поскольку в этом вопросе нет единого мнения, мы провели специальные наблюдения, результаты которых изложены в настоящей статье.

Работа проводилась в 1958—1959 гг. в период массового хода лосей в загонах охотничье-промыслового хозяйства, в близлежащих охотничьих угодьях и на учетной линии по старому Чердынскому тракту, на участке между 11-м и 16-м километром от пос. Якши — границы и главной базы Печоро-Илычского заповедника. Показатели температуры воздуха взяты на Якшинской метеостанции, отстоящей от места наблюдений на 7—16 *км.* Количество лосей, проходящих через учетную линию, определялось визуально — по следам попадающих в загоны. Для определения времени попадания лосей в загоны хозяйства был сконструирован автоматический счетчик. Прибор изготовлен из обычного термографа. Принцип его работы заключается в следующем. В месте захода лосей в ловчие загоны — в так называемом «горле» на расстоянии 10—20 *см* друг от друга и на высоте 10—15 *см* над землей или над уровнем снега натягивают две-три тонкие, но крепкие бечевки, соединяющиеся с одной стороны через систему амортизаторов со счетчиком.

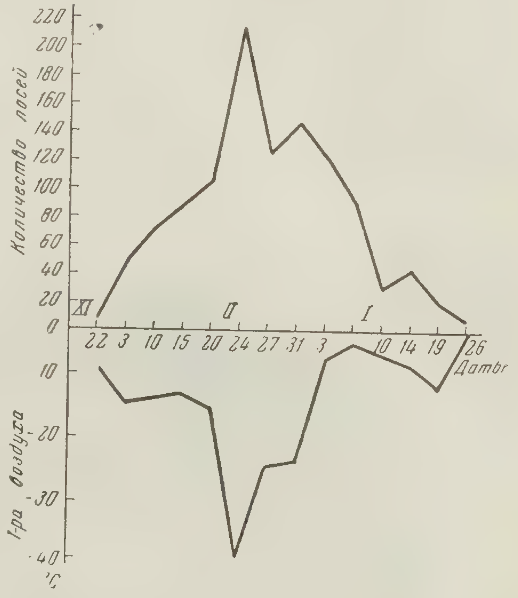


Рис. 1. Зависимость интенсивности хода лосей от температуры воздуха во время осенне-зимней миграции 1958/59 г.

Проходя в загон, лось непременно зацепит ту или другую бечевку (для этого их и натягивают несколько штук), натянет ее и тем самым приведет в движение пишущее перо прибора. На ленте барабана образуется вертикальная черта. После того как лось пройдет, бечевки ослабнут, перо возвратится назад и будет чертить горизонтальную линию до прохода следующего лося и т. д. Чувствительность прибора достаточна для контролирования участка шириной 30—40 *м.* При необходимости охвата большего пространства счетчик следует переконструировать, взяв за основу контакты обычного электрического звонка, т. е. переделать счетчик в автограф.

Зная период полного обращения барабана, равного 1 неделе (скорость вращения барабана можно изменить, заменив ведущую шестерню), и время пуска барабана, легко вычислить, в какое время суток на протяжении недели лоси заходили в загоны.

За все время наблюдений через учетную линию прошло 1078 лосей, в близлежащих угодьях отмечено 55 лосей, а в загонах хозяйства — 148 лосей.

Охотники Печорской тайги единодушно утверждают, что «местовые» (немигрирующие, проводящие зиму в одном месте) лоси в сильные морозы лежат. Объясняют они это тем, что у лосей «ноги зябнут». Ноги лося в области скакательных, пястевых суставов и ниже до копыт покрыты низким и жестким волосом, действительно плохо предохраняющим от сильных морозов. В справедливости утверждений таежных охотников нам приходилось не раз убеждаться во время мартовских учетов лосей на постоянных маршрутах. Во всех случаях в морозы ниже 20° лоси вспугивались только с лежек, причем всякий раз устанавливалось по следам, что лоси в такие морозы кормятся лишь 1—2 часа в сутки. Остальное время суток они проводят, лежа в снегу, и либо спят, либо пережевывают жвачку. Так же ведут себя и одомашненные лоси на ферме Печоро-Илычского заповедника: в ясную и холодную погоду лежат, в мягкую — бродят и кормятся.

В этой связи очень странно звучит утверждение А. И. Лихачева (1956), что лоси в сильные морозы стоят, прижавшись друг к другу, и при этом спят. За 5 лет работы в Печоро-Илычском заповеднике мне приходилось наблюдать в природе группами и в одиночку более 1000 лосей и ни одного раза — лося отдыхающего или тем более спящего стоя. По нашим наблюдениям, лось находится на ногах в следующих случаях: на кормежке, во время переходов с места на место, в момент опасности. Все остальное время он лежит, прижав голову к туловищу, когда спит, и держа ее на вытянутой шее, когда пережевывает жвачку или прислушивается.

Если «местовые» лоси активны в мягкую погоду и пассивны в морозную, то, как нам удалось установить, мигрирующие наоборот: пассивны в мягкую погоду и активны в морозную. Прилагаемый график подтверждает это (рис. 1).

Отмеченная закономерность видна и при анализе попаданий мигрирующих лосей в ловчие загоны (см. таблицу).

Попадание лосей в ловчие загоны в зависимости от температуры воздуха

Температура воздуха в °С	Колич. дней	Колич. дней с попаданием		Колич. лосей
		абс.	в % от общего числа дней с данной температурой	
От —4 до —10	24	6	25,0	29
От —10 до —20	23	14	60,9	58
От —20 до —30	6	5	83,3	16
От —30 до —40	6	6	100,0	20
От —40 до —50	3	3	100,0	25
Всего	62	34	55,0	148

Из таблицы видно, что при температуре воздуха от —4 до —20° процент дней с попаданием лосей в загоны равен 43 (25 и 60,9%), а при температуре от —20 до —50° — 94,4 (83,3; 100 и 100). В этом отношении поведение мигрирующих лосей в значительной степени идентично с таковым у северных оленей, активность которых повышается с понижением температуры воздуха (Северное оленеводство, 1948).

При помощи автоматического счетчика нам удалось получить три ленты четких записей суточной активности лосей при попадании их в ловчие загоны. Результаты записей прибора сведены в график на рис. 2, из которого видно, что активность лосей в

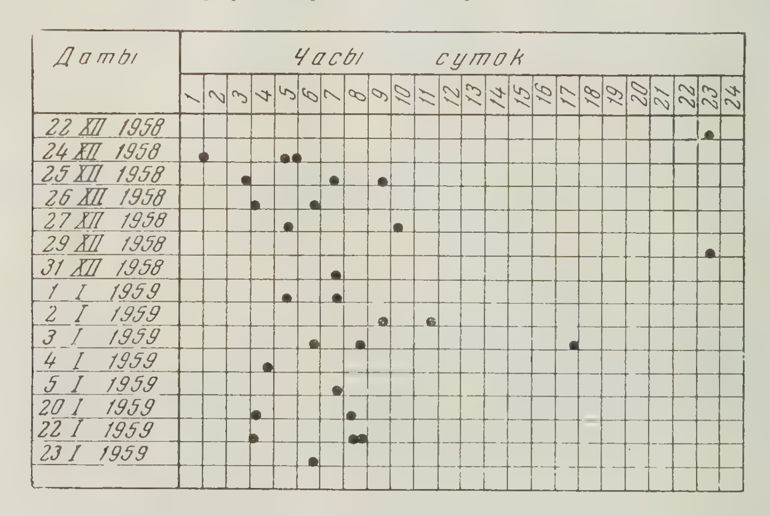


Рис. 2. Время попадания (черные кружки) лосей в ловчие загоны в период осенне-зимней миграции 1958/59 г., установленное автоматическим счетчиком

разное время суток неодинакова. Между 17 и 3 час. (42% суток) отмечено всего четыре попадания, с 11 до 17 час. — ни одного, с 3 до 11 час. (30% суток) —24. Следовательно, активность лосей при попадании в ловчие загоны проявляется в основном в утренние часы (86% попаданий). Об этом же говорят и наблюдения лосей в природе.

Активность лосей при попадании в ловчие загоны нельзя, разумеется, распространять на мигрирующую популяцию лосей в целом. Возможно некоторое несовпадение во времени, однако, судя по визуальным наблюдениям, весьма незначительное.

Рассматривая ленты термографа с показаниями температур воздуха и числа попаданий лосей в ловчие загоны хозяйства, мы отметили, что и суточная активность лосей находится в прямой зависимости от степени понижения температуры воздуха в течение суток (рис. 3). Иными словами, активность лосей на протяжении суток возрастает в соответствии с понижением температуры воздуха. Правда, мы не имеем сейчас достаточно оснований утверждать, что если минимум среднесуточной температуры воздуха придется не на утро, как в нашем примере, а на вечер, то также переместится и суточная активность лосей — с утра на вечер. Однако несколько

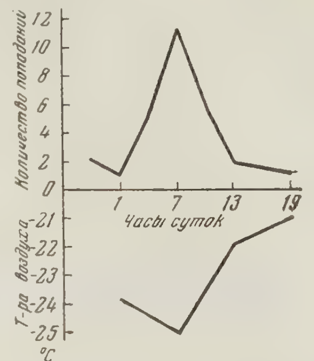


Рис. 3. Рост количества попаданий лосей в ловчие загоны в связи с понижением температуры воздуха

А — температура, *Б* — количество попаданий

примеров, подтверждающих это, у нас все же есть. 22 декабря 1958 г. лоси, как это видно из рис. 2, зашли в загоны в 23 часа. В тот день температура воздуха вечером была почти на 4° ниже, чем утром (—32,8 и —28,9°). То же произошло 29 декабря 1958 г. и 3 января 1959 г. В обоих случаях минимум суточной температуры воздуха приходился на вечер (—39,5 и —33,6°; —11,4 и —8,0°).

ЛИТЕРАТУРА

Лихачев А. И., 1956. Приспособительные морфо-функциональные особенности в системе органов движения лосей, Зоол. ж., т. XXXV, вып. 3.

Северное оленеводство, 1948. Сб. под ред. П. С. Жигунова и Ф. А. Терентьева, Сельхозгиз.

Шубин Г. и Язан Ю., 1958. Экспериментальное лосепромысловое хозяйство, Охота и охотн. х-во, № 7.

ACTION OF AIR TEMPERATURE ON THE ACTIVITY OF ELKS DURING THEIR AUTUMNAL-WINTER MIGRATION

Yu. P. YAZAN

Pechora-Ilych State Preserve (settlement Yaksha, Komi ASSR)

Summary

Activity of migrating elks increases with the drop of air temperature, being greater with the increasing frost. Migrating elks are active mainly during morning hours. This was stated by means of an automatic device (counter) constructed by the author.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1961, том. XL, вып. 3

РЕЦЕНЗИИ

БІОЛОГІЧНЕ ОБГРУНТУВАННЯ РОЗВИТКУ КЕФАЛЬНОГО ГОСПОДАРСТВА СХІДНОГО СИВАША І МОЛОЧНОГО ЛИМАНУ. Академія наук УРСР, праці Інституту гідробіології, № 35 183 стор. с рис., Київ, 1960.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ РАЗВИТИЯ КЕФАЛЬНОГО ХОЗЯЙСТВА ВОСТОЧНОГО СИВАША И МОЛОЧНОГО ЛИМАНА, Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР, № 35 (на украинск. яз.), 183 стр., Киев, 1960.

Сиваш, топографически и гидрологически делящийся на две обособленные части, связанные между собой лишь узеньким Чонгарским проливом, имеет большое и разностороннее народнохозяйственное значение. Его восточная часть еще в 1923 г. обратила на себя внимание В. В. Шихова, поставившего тогда же вопрос об организации там кефально-вырастных хозяйств. Рецензент и особенно В. П. Воробьев (в 1927 и 1940 гг. соответственно) освещали совершенно особенную гидробиологию восточного Сиваша в том же аспекте его дальнейшего рыбохозяйственного использования. Экологическая обоснованность такого подхода к восточному Сивашу видна уже из первой — гидрохимической статьи (О. М. Алмазов) первого раздела рецензируемого сборника «Восточный Сиваш», посвященной не только гидрохимии, но и вообще гидрологии его в целом летом 1955 г. Далее А. И. Иванов описал фитопланктон восточного Сиваша тем же летом, причем впервые приводятся количественные данные для фитопланктона. Особенно учитывался самобытный компонент биосестона Cladophora siwaschiensis Meyer, переходящий во взвешенное состояние не только при «незначительном ветре», но, главное, пожалуй, при значительной инсоляции, т. е. при большом фотосинтезе (*Рец.*). Как и ранее, А. И. Иванов обходит молчанием гидрооптические последствия развития фитопланктона, в том числе светящихся форм. Мне помнится, как мешало геническим рыбакам свечение воды Сиваша, демаскируя их снасти.

Сведения по фитомикробентосу встречаются в литературе не часто, но в рецензируемом сборнике ему отведена особая небольшая, но содержательная статья К. С. Владимировой, в которой отмечается значение донной пленки из микроскопических водорослей для питания кефали. Добавим, что и эта пленка может всплывать не только при волнении, но и вследствие энергичного фотосинтеза. Для зоолога интересна встречаемость в такой пленке бокоплавов, личинок тендипедид, а также многощетинковых [только ли многощетинковых? вероятны там и олигохеты (*Рец.*)] червей. Несомненна, хотя и не указывается автором, встречаемость в данной пленке и копепод-гарпактицид. Приведены сопоставления содержимого желудка кефали, так успешно отъедающейся в Сиваше, с составом фитобентоса.

Статья Л. Г. Коваля о зоопланктоне, между прочим, содержит сведения о значительной встречаемости науплиальных личинок усоногих раков, несомненно принадлежащих Balanus improvisus (*Рец.*). Циприсовидная стадия автором не была обнаружена, что подчеркивается дважды.

В работе З. А. и К. А. Виноградовых о зообентосе B. improvisus вовсе не упоминается для собственно Сиваша. Трудно представить себе, чтобы такой эврибионтный морской желудь, как этот, мог начисто вымереть в Сиваше с 20—30 гг. Уж очень подходящим для него субстратом служат такие моллюски, как Cardium edule, C. exiguum, Mytilidae, не говоря уже о сваях мостов через проливы. Эта статья, может быть, грешит уклоном в сторону статистических оценок биомассы, хотя ее авторам несомненно не менее близки вопросы биоценетики, экологии, биогеографии. Недоразумением кажется «новизна» Idothea baltica (стр. 70), для которой на стр. 53 указываются количественные данные по В. П. Воробьеву (1940). Питание кефали-сингиля (Mugil auratus) освещено в работе Г. Я. Зайцевой и В. Г. Гринь, но нельзя согласиться с проводимым авторами вначале объединением кефали «шкребетухи»[1] 2,5 (4) *см* с кефалью «чуларой» длиной 19 (20) *см*.

[1] Старинное рыбацкое название мальков кефали, *Рец.*

Содержательное исследование О. Я. Маляревской сезонных изменений азотистого обмена у сеголеток сивашской кефали (тот же вид, что и выше) подкрепляется сопоставлением данных, полученных в природе, с аквариальными.

Статья П. И. Павлова о промысловой ихтиофауне Сиваша заканчивается вполне конкретными рыбохозяйственными и гидротехническими рекомендациями, очевидно, вполне осуществимыми (как и 30 лет назад, в этом случае ощущается нужда в мнении, более того, в участии экономистов и гидротехников, *Рец.*).

Аналогично содержание второй части сборника, отведенной Молочному лиману Азовского моря, с 1943 г., по-видимому, «всерьез и надолго» соединившемуся с последним, что обогатило качественный и количественный состав его населения; в результате произошла многообещающая для развития рационального рыбного хозяйства «природная мелиорация» лимана. Отметим, что в зоопланктоне летом 1955 г. преобладали личинки Cirripedia (т. е. тех же B. improvisus) и веслоногие рачки (гарпактициды, Acartia clausii). Указывается на обилие гидромедуз, в основном Thaumantias, maeotica. Наряду с более редким в Молочном лимане, чем в Сиваше, маленьким крабом Brachynotus lucasi, здесь, как и в Сиваше, стал обычен теперь такой же малыш «голландский краб» Heteropanope tridentata (Maitland) [2]. Интересно, что в Молочном лимане теперь, как и в Сиваше, встречаются «островки» поселений мидий и Cardium exiguum. Молочный лиман представляется еще более обещающим местом для организации кефально-вырастного хозяйства, чем Сиваш. Пока же в уловах там преобладает камбала-глосса (или «речная камбала») Pleuronectes flesus luscus.

Возвращаясь к тому, о чем мы уже упоминали в начале рецензии, следует подчеркнуть, что необходима бо́льшая настойчивость гидробиологов и ихтиологов в деле освоения и использования нашим хозяйством того, что «само идет в руки».

Н. И. Тарасов

А. В. ГУЦЕВИЧ, **КРОВОСОСУЩИЕ МОКРЕЦЫ (DIPTERA, HELEIDAE) ФАУНЫ СССР. ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФАУНЕ СССР**, № 72, 1960. Изд-во АН СССР, тираж 2200 экз., цена 8 р. 40 к.

Семейство мокрецов (Heleidae) включает до 20 родов. Представители многих родов питаются растительными соками или паразитируют на насекомых, на земноводных. Лишь три рода этого семейства (Culicoides, Leptoconops и Lasiohelea) являются злостными кровососами теплокровных животных и входят в комплекс летающих кровососущих двукрылых насекомых, получивших в народе название гнуса.

В настоящее время в Советском Союзе отмечено наличие всех трех указанных кровососущих родов мокрецов. Из них самым богатым по видовому составу является род Culicoides. По нашим данным, род Leptoconops включает в себя около 10 видов, а род Lasiohelea — 2 вида.

Кровососущие мокрецы в СССР имеют большое значение в медико-ветеринарном и санитарно-эпидемиологическом отношениях. Несмотря на это, семейство мокрецов изучено слабо. Совершенно недостаточно выяснена роль мокрецов как переносчиков возбудителей различных инфекционных и паразитарных болезней в Советском Союзе.

Остаются неисследованными также многие вопросы, касающиеся биологии, экологии и распространения большинства видов мокрецов в различных ландшафтных зонах Союза.

Во многих районах Советского Союза только начинают изучать кровососущих мокрецов. Несомненно, начинающим исследователям очень трудно разбираться в определении видов мокрецов без определителя.

До сих пор имелся только небольшой и краткий определитель А. В. Гуцевича.

Книга «Кровососущие мокрецы (Diptera, Heleidae) фауны СССР» А. В. Гуцевича — первая монография в отечественной литературе, дающая наиболее широкое представление о видах мокрецов. Это ценная новинка для исследователей-систематиков.

Рецензируемая монография охватывает два рода кровососов (Culicoides и Leptoconops) и состоит из двух частей: общей и специальной.

Первая часть, кроме предисловия и систематического указателя видов, содержит общую характеристику семейства Heleidae и описание внутреннего строения взрослых насекомых. В этой части приведены сведения о биологии, медико-ветеринарном значении мокрецов, о методике сбора, сохранения и изучения мокрецов, мерах борьбы с ними. В конце первой части приводится список литературы.

Автор описывает сходство и отличие семейства от близких групп насекомых, а также сходство и отличие двух родов (Culicoides и Leptoconops).

Подробно освещаются многие вопросы, касающиеся биологии взрослых мокрецов (дневка, роение, срок активности кровососов и продолжительность их жизни, по-

[2] Правильнее называть его Rhithropanopeus harrisii tridentatus (Maitland).

вторное кровососание и откладка яиц) и преимагинальных фаз (различие по местообитанию личинок и куколок отдельных видов, продолжительность развития от яйца до имаго, зимовка, диапауза и др.).

Приводятся также данные о сроке появлений и исчезновения мокрецов, количество поколений в различных ландшафтных зонах, времени максимума численности и месте массового размножения кровососов.

В разделе, посвященном медико-ветеринарному значению мокрецов, автор указывает места массового нападения мокрецов на людей в Советском Союзе, а также за пределами нашей страны; он приводит некоторые данные о местной кожной реакции при укусе мокрецов и их роли в переносе возбудителей различных болезней.

Методика собирания, сохранения и изучения мокрецов, несомненно, представляет практический интерес и содержит много новых сведений, облегчающих работу начинающих исследователей по сбору материалов и по их сохранению и определению.

Раздел «Борьба с мокрецами» содержит некоторые новые данные.

В систематической части описывается наружное строение двух родов: Culicoides и Leptoconops. Очень ценным представляется раздел о систематических признаках и группировке видов. Здесь автор подробно перечисляет основные признаки, играющие важную роль в систематике кровососущих представителей мокрецов.

При этом он правильно указывает, что некоторые наружные признаки (окраска среднеспинки и крыла, строение гипопигия подвергаются изменчивости. Поэтому предлагается при описании новых видов учитывать комплекс признаков с учетом ареала географического распространения вида.

Автор по-новому рассматривает классификацию видов внутри рода (у рода Culicoides). Он сначала делит все найденные в СССР виды на две части: виды с крыльями и без пятен. А их в свою очередь делит на несколько групп. Несомненно, такое деление несколько облегчает работу при определении видов. Автор при делении использовал не общие для всех видов признаки, а в одном случае — строение гипопигия и сперматеки, в другом — окраску крыла. Кроме того, некоторые виды остались вне группировки (C. humeralis и др.). Несмотря на это, данная группировка видов является новым шагом в систематике мокрецов.

Систематическая часть книги охватывает описание 60 видов мокрецов. Из них 55 видов из рода Culicoides и пять видов из рода Leptoconops. При этом из указанного количества два вида описываются как новые. По нашим последним данным, число видов кровососущих мокрецов в Закавказье доходит до 70 (из них 60 видов из рода Culicoides и 10 видов из рода Leptoconops).

Для всех видов, обнаруженных на территории СССР, даются систематическое описание с рисунками, краткая биологическая и географическая характеристика.

В монографии имеются также небольшие недочеты: некоторые виды, включенные в таблицы, для определения самок и самцов по целым (сухим) экземплярам (C. nubeculosus, C. puncticollis и C. riethi, C. pallidicornis, C. cubitalis и др.) по внешним признакам, на которые автор указывает в определителе, не отличаются, и все эти признаки встречаются как у одного, так и у другого вида. Эти виды различаются только по микропрепаратам (исключительно по гипопигию самца и по строению сперматеки самки).

В целом настоящая монография является ценным источником по изучению и при определении видов мокрецов и, несомненно, будет широко использована зоологами.

Ш. М. Джафаров

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1961, том XL, вып. 3

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

I ВОСТОЧНОСИБИРСКАЯ ОРНИТОЛОГИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ

В связи с интенсивным развитием советской орнитологии все чаще возникает необходимость в общении, в личных контактах исследователей, изучающих птиц СССР.

Ряд тематических конференций в Прибалтийских республиках (1951, 1954, 1957 гг.), две Всесоюзных конференции в Ленинграде и в Москве (1956, 1959) говорят о возросшей активности орнитологов страны в этом отношении.

На Востоке Союза в последние годы орнитологические исследования также интенсифицируются. Вот почему все более и более возрастала потребность в созыве регионального совещания орнитологов Сибири.

Этот вопрос в текущем году был отчасти разрешен созывом I Восточносибирской орнитологической конференции, организованной по инициативе Восточносибирского и Бурятского отделов Географического общества СССР и отделения охотоведения Иркутского сельскохозяйственного института.

Конференция состоялась 15—18 января 1960 г. в г. Иркутске. В ее работе приняли участие орнитологи Красноярского края, Иркутской обл., Бурятской АССР, г. Москвы. Они представляли ряд организаций: отделы и филиалы Географического общества СССР, Иркутский сельскохозяйственный институт, педагогические институты, местные медико-паразитологические учреждения, Институт животного сырья и пушнины, Государственные заповедники, Институт леса и древесины Сибирского отделения АН СССР, Институт географии АН СССР, Московский университет и др.

На конференции было прочитано 39 докладов по различным вопросам орнитологии; их можно разделить на четыре группы: 1) фаунистика и орнитогеография; 3) биология птиц; 3) медицинская и ветеринарная орнитология, 4) орнитологическая библиография.

Основная масса заслушанных докладов и сообщений относится к первому разделу.

По фауне птиц крупных областей Сибири были сделаны два доклада. В одном из них Т. Н. Гагина детально разобрала историю орнитологических исследований Прибайкалья с XVII в. до наших дней. В другом Е. Е. Сыроечковский подвел итоги изучения орнитофауны Средней Сибири. В заключительной части доклада особое внимание было уделено задачам и перспективам орнитологических исследований на этой территории. Рекомендовано уделить особое внимание изучению орнитофауны водоразделов как наименее исследованных. Докладчик указал также на необходимость составления сводной монографии по птицам этого обширного края.

В серии фаунистических докладов была освещена орнитофауна многих малоисследованных и подчас трудно доступных районов Сибири.

Большинство фаунистических докладов было посвящено южным частям Средней и Восточной Сибири. Так, Б. Б. Боржонов и В. А. Красненков сообщили об орнитофауне Бодайбинского р-на Иркутской обл., Ю. Фролов — о птицах о-ва Ольхон на Байкале, А. Черепанов и А. Чернов — о птицах п-ова «Святой Нос», Ю. Богородский — о птицах кедровников верховьев р. Лены, Б. Водопьянов — о птицах Тайшетского р-на Иркутской обл., Е. Мартынов — о птицах долины р. Ушаковки (Иркутский р-н).

Другие доклады относились к интереснейшему в орнитогеографическом отношении и пока еще слабо изученному горному району — Восточным Саянам: сообщения Т. А. Ким и И. М. Красноборова «Об орнитофауне Кутурчинского Белогорья», А. Захлебного и М. Ветрова «Орнитологические сборы в Тофаларии», Б. Мерзлякова, А. Шарыпова и А. Хрустова «К фауне птиц рек Бирюсы и Тагула». Один, стоявший несколько особняком, доклад касался орнитофауны восточного побережья о-ва Хон-Сю и южных Курил (А. Белкин и Г. Косыгин).

Особый интерес в орнитогеографическом отношении представляли также доклады Т. Н. Гагиной «Орнитологическая карта Восточной Сибири» и И. В. Измайлова «Особенности орнитофауны Муйской долины».

Серия докладов была посвящена жизни птиц в зимних условиях, что важно, учитывая суровый климат Сибири. Сюда относятся сообщения К. П. Филонова «Динамика синичьих стай на фоне общих наблюдений зимней орнитофауны», О. К. Гусева «К зимней орнитофауне Баргузинского заповедника», Ф. Р. Штильмарка «Состав и размещение зимней орнитофауны водораздела Лены и Орленги».

Перелетам птиц был посвящен доклад И. В. Измайлова и В. Д. Старкова «Долина Еравны как путь пролета птиц»; перодическим явлениям в жизни птиц — доклад одного из старейших фенологов Забайкалья — И. С. Котова «Календарь природы окрестностей Улан-Удэ».

Из других сообщений по биологии птиц следует упомянуть доклад М. П. Тарасова «Материалы по экологии боровой дичи западного Хамар-Дабана» и Л. Смирновой «О питании диких куриных окрестностей г. Иркутска». Интересные экологические данные содержали также доклады Э. Э. Пильмана «Облепиха как экологический фактор в жизни птиц Селенгинской Даурии» и Л. Н. Пшеничникова «К биологии кукушек лиственных лесов Прибайкалья». Синантропным птицам — домовому воробью и черной вороне — были посвящены два сообщения Б. Вержуцкого.

Были заслушаны три доклада, касающиеся паразитоносительства птиц (Б. Ф. Белышев, К. И. Липин, А. П. Тощев).

Привлек внимание и доклад К. Елкина «Орнитологическая библиография Восточной Сибири», который содержал не только сжатый библиографический обзор, но и статистику опубликованных орнитологических работ по времени публикации, их характеру и т. п.

Дополнительно к повестке были заслушаны два доклада. В. Ф. Ларионов выступил с сообщением на тему «О современных задачах советской орнитологии». Отметив успехи в развитии орнитологии в СССР, докладчик остановился на недостатках: отсутствие взаимосвязи теоретической и прикладной стороны исследований, слабая координация орнитологических работ в разных районах и т. д

Е. Е. Сыроечковский сделал доклад о советских орнитологических исследованиях в Антарктиде.

На заключительном заседании конференции была обсуждена и принята резолюция, призывающая к всемерному развитию орнитологических исследований в Сибири, повышению их теоретического уровня и актуальности для народного хозяйства. В резолюции отмечена необходимость скорейшего окончания и опубликования сводных работ по орнитофауне Средней Сибири (Е. Е. Сыроечковский) и Восточной Сибири (Т. Н. Гагина).

Одновременно с завершением определенного этапа фаунистических работ решено всемерно усилить изучение экологии птиц, в особенности тех, которые имеют хозяйственное значение. В резолюции указано также на необходимость проведения ряда срочных мероприятий по охране птиц и по упорядочению орнитологических коллекций. Сибирские орнитологи выразили желание всемерно содействовать созданию в Москве эталонной коллекции птиц мира.

В целях координации орнитологических исследований и улучшения их планирования, по предложению конференции при Совете отделов и филиалов Географического общества СССР создан Центр координации орнитологических исследований в Сибири и на Дальнем Востоке. Следующее совещание в более широком масштабе — орнитологическую конференцию Сибири и Дальнего Востока решено созвать в 1961 г. в Иркутске. Для проведения подготовительной работы избран организационный комитет во главе с В. Н. Скалоном.

В. Ф. Ларионов и Е. Е. Сыроечковский

CONTENTS

Технический редактор *Т. А. Михайлова*

Т-03808 Подписано к печати 6/III-1961 г. Тираж 2500 экз. Заказ 3660
Формат бумаги 70×108 1/16 Бум. л. 5 1/4 Печ. л. 14,38+1 вкл. Уч.изд. л. 17,4

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 1 р. 50 к.